

P2 1951

Alauda

Revue internationale d'Ornithologie

www.mnhn.fr/assoc/seof/



SEOF



06 JUIN 2005

Volume 73

Numéro 2

Année 2005

Société d'Études Ornithologiques de France
Muséum National d'Histoire Naturelle

Source : MNHN, Paris

ALAUDA

Revue trimestrielle de la
Société d'Études Ornithologiques de France

RÉDACTION:

Muséum National d'Histoire Naturelle - Laboratoire d'Écologie Générale
4, avenue du Petit-Château - F-91800 Brunoy

Quetzalcom@libertysurf.fr

Tél: 01 47 30 24 48

RÉDACTEUR EN CHEF: Jean-François DEJONGHE

COMITÉ DE RÉDACTION: Christian ÉRARD, Bernard FROCHOT, Guy JARRY, Pierre MIGOT, Pierre NICOLAU-GUILLAUMET, Jacques PERRIN DE BRICHAMBAUT, Jean-Philippe SIBLET.

L'évaluation des manuscrits (2004-2005) a été réalisée par les spécialistes suivants:

C. BAVOUX, B. DECEUNINCK, R.J. DOWSETT, C. ÉRARD, B. FROCHOT, P. ISENMANN, F. LOVATY, R. MAHÉO, Y. MULLER, G. ROCAMORA, J. ROCHÉ, Nicolas SADOUL, M. THÉVENOT, J.-M. THIOLLAY, P. TRIPLET, P. YÉSOU.

Les publications de la S.E.O.F. sont indexées dans: Current Awareness in Biological Sciences, B.O.U., Zoological Record, Ulrich's International Periodicals Directory, Electre, Geo-Abstracts, Biological Abstracts.

Dessins: Philippe VANARDOIS, **Traductions:** Tristan GUILLOSSON

Bibliothécaire-Documentaliste: Évelyne BRÉMOND-HOSLET (Fax 01 40 79 30 63)

AVIS AUX AUTEURS

(les consignes aux auteurs sont disponibles sur notre site Internet (www.mnhn.fr/assoc/seof/))

La Rédaction d'*Alauda* désireuse de maintenir la haute tenue scientifique de ses publications, soumettra les manuscrits aux spécialistes les plus qualifiés et décidera en conséquence de leur acceptation et des remaniements éventuels. Avis en sera donné aux auteurs. La Rédaction d'*Alauda* pourra aussi modifier les manuscrits pour en normaliser la présentation. L'envoi des manuscrits se fera en deux exemplaires tapés à la machine en simple interligne, n'utilisant qu'un côté de la page et sans addition ni rature; les noms d'auteurs (bibliographie, texte) seront impérativement en minuscules. L'emplacement des illustrations (graphiques, tableaux...) sera indiqué en marge du texte.

Pour les articles saisis de préférence sur ordinateurs PC et MACINTOSH™, il est conseillé d'envoyer à la rédaction des fichiers sous Word™, ou au format texte, accompagnés de deux sorties imprimantes. Les envois de fichiers par Internet doivent être également accompagnés de deux sorties papier. Les tableaux seront fournis sous forme de fichiers Word ou Excel. Les photos numériques ne sont pas acceptées. Faute aux auteurs de demander à faire eux-mêmes la correction de leurs épreuves (pour laquelle il leur sera accordé un délai maximum de 8 jours), cette correction sera faite *ipso facto* par les soins de la Rédaction sans qu'aucune réclamation puisse ensuite être faite. *Alauda* ne publiant que des articles signés, les auteurs conserveront la responsabilité entière des opinions qu'ils auront émises.



© La reproduction totale est interdite. La reproduction partielle, sans indication de source, ni de nom d'auteur des articles contenus dans la revue est interdite pour tous pays.
Ce numéro d'*Alauda* a été réalisé par QUETZAL COMMUNICATIONS pour la SEOF.

HORIZON - Dépôt légal: Juin 2005
Commission Paritaire des Publications: n° 69897

Couverture: (© Mésange noire - Dominique Marlhac) FR ISSN 0002-4617



ALAUDA

Revue internationale d'Ornithologie

Nouvelle série

LXXIII

N° 2

2005

3696

Alauda 73 (2), 2005 : 81-90

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA MÉSANGE NOIRE *Parus ater* DANS LES PYRÉNÉES CENTRALES

Michel CLOUET

Breeding biology of Coal Tit *Parus ater* in Central Pyrenees. The breeding biology of Coal Tit *Parus ater* was studied in Central Pyrenees over nine successive years in montane forests (1050-1600 m a.s.l.) of Oak *Quercus petraea*, Birch *Fagus sylvatica* and Fir *Abies alba* and over ten years in sub-alpine forest (1800-2000 m a.s.l.) of Mountain Pine *Pinus uncinata*. Breeding densities varied from 3.5-5.5 pairs per 10 ha in deciduous oak forest to 7-10 pairs per 10 ha in mixed birch-fir forests. In montane zone mean laying date was on the 5th of May, average clutch size was 7.39 ($sd = \pm 1.18$; $n = 53$), number of fledged young was 5.87 per completed clutch ($sd = \pm 2.62$; $n = 30$) and breeding success (number of young per eggs) was 82%. In sub-alpine zone breeding densities varied from 3 to 5.2 pairs per 10 ha, mean laying date was on the 15th of May, average clutch size was 6.96 ($sd = \pm 1.1$; $n = 133$), number of fledged young was 4.84 per completed clutch ($sd = \pm 2.9$; $n = 113$) and breeding success was 62%. Two ringed females were controlled during 7 and 8 successive years, breeding in the same study area of Mountain Pines at 1900 m a.s.l. Second clutches were only recorded in the sub-alpine zone in the years when the mean

clutch size was larger than 7 eggs. In Mountain Pine forest, laying dates were correlated to the time of the year when mean daily temperature reached over 4° C during 4 successive days. Clutch size was largest in years with delayed laying date ($R = 0.677$; $p = 0.032$; $n = 10$) and was found to be negatively correlated to breeding densities ($R = 0.73$; $p = 0.005$; $n = 13$) but independent from Mountain Pine cone crop (which may be an important food supply in winter and early spring). During the four years with the highest breeding densities, clutch size was positively correlated to the mean temperature of the ten day period preceding laying ($R = 0.95$; $p = 0.049$; $n = 4$). A lower breeding success in the sub-alpine zone was attributed to predation levels and weather conditions. It is suggested that the relative small clutch size in the Pyrenees in relation to north European or alpine data is linked to local adaptation and geographical isolation.

Mots clés : Mésange noire, Biologie de la reproduction, Gradient altitudinal, Population pyrénéenne.

Key words: Coal Tit, Breeding biology, Altitudinal gradient, Pyrenean population.



INTRODUCTION

La Mésange noire *Parus ater* est une espèce régulière de l'avifaune des forêts pyrénéennes, tant de feuillus que de conifères. Elle est présente toute l'année à tous les étages, du collinéen à la limite supérieure des arbres (JOACHIM *et al.*, 1990; CLOUET, 1997). Cette population s'inscrit dans une distribution disjointe, séparée de l'aire principale européenne par une zone irrégulièrement peuplée dans le Sud de la France qui contribue à son isolement pyrénéen (SPITZ, 1994).

Le but du présent travail est de compléter, sur une longue durée, les premiers résultats obtenus dans l'étude de cette population pyrénéenne (CLOUET, 1990, 1996) d'une part le long d'un gradient altitudinal au versant nord de la chaîne et d'autre part dans le domaine subalpin afin d'évaluer l'influence des conditions de la haute altitude sur la biologie de la reproduction.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les milieux échantillonnés pour le calcul des densités printanières et l'étude des paramètres de reproduction correspondent aux principales formations forestières du versant nord des Pyrénées centrales :

- à l'étage montagnard : chênaie sessile entre 1 150 et 1 350 mètres (haute vallée de

la Garonne); hêtraie et hêtraie-sapinière entre 1 050 et 1 600 mètres (Ariège et Haute-Garonne);

- à l'étage subalpin : pineraie à Pins à crochets entre 1 800 et 2 000 mètres (Ariège).

Les densités d'oiseaux nicheurs ont été calculées par la méthode des plans quadrillés appliquée pendant 2 à 6 années consécutives. L'étude des paramètres de reproduction fut réalisée après mise en place de nichoirs au cours de neuf années consécutives à l'étage montagnard et de dix ans au subalpin (de 1992-1993 à 2001).

Afin de préciser le statut de la population occupant l'habitat le plus élevé, le baguage d'adultes, juvéniles et poussins a été pratiqué dans la pineraie subalpine au cours des années 1989 à 1992.

Les relevés de températures furent obtenus à la station météorologique automatique du port d'Aula (Ariège) à 2 140 mètres d'altitude pour les saisons de reproduction 1996 à 2001.

RÉSULTATS

Forêts de l'étage montagnard

Densités printanières.— Le nombre de couples cantonnés a varié de 3,5 à 5,5 pour 10 hectares (ha) en chênaie, de 4 à 7 en hêtraie pure, et de 7 à 10 en hêtraie-sapinière et sapinière.

En raison du grand nombre de cavités naturelles disponibles utilisées par les mésanges tant

TABEAU 1.— Paramètres de reproduction (premières pontes) de la Mésange noire à l'étage montagnard (1050-1600 m) et à l'étage subalpin (1800-2000 m).

Coal Tit Breeding characteristics (first clutches) in montane zone (1050-1600 m a.s.l.) and sub-alpine zone (1800-2000 m a.s.l.).

	ÉTAGE MONTAGNARD				ÉTAGE SUBALPIN			
	M	R	Limites	N	M	R	Limites	N
Grandeur de ponte	7,39	± 1,18	5-10	53	6,96	± 1,1	4-10	133
Jeunes par ponte déposée	5,87	± 2,62	0-9	30	4,84	± 2,9	0-9	113
Jeunes par nichée réussie	6,77	± 1,28	4-9	26	6,26	± 1,3	3-9	86
Succès de la reproduction par an	0,82	± 0,28	0,50-0,96	8	0,62	± 11	0,48-0,81	10

dans les arbres qu'au sol, le taux d'occupation des nichoirs est resté faible entre 0 et 30 % selon les années et les formations forestières.

Dates de ponte.— Les pontes furent déposées entre la deuxième décennie d'avril et la dernière décennie de mai avec comme date moyenne de ponte du premier œuf le 5 mai. Les extrêmes furent le 19 avril (1997) à 1 400 m d'altitude pour la plus précoce et le 21 mai (1998) à 1 150 m pour la plus tardive ($n = 24$).

Grandeur des pontes (TAB. 1).— La majorité des pontes (74 %) comptaient de 7 à 9 œufs, les plus nombreuses (34 %) étant de 8 œufs. Il n'existait pas de différence significative entre les forêts de feuillus ($n = 15$) et les forêts mixtes ($n = 38$). Une tendance à l'augmentation de la grandeur de la ponte est apparue de la tranche altitudinale 1050-1300 mètres à celle de 1400-1600 m, passant de 7,28 ($n = 36$) à 7,65 ($n = 17$) (mais non statistiquement significative). Aucune deuxième ponte n'a été notée en nichoirs ce qui ne signifie pas leur absence en raison du grand nombre de sites de nidification naturels alternatifs.

Nombre de jeunes à l'envol. Succès de reproduction (TAB. 1).— Les nichées réussies ($n = 26$) comptaient 6 jeunes à l'envol dans 27 % des cas, 7 dans 27 %, et 8 dans 23 %. Le taux d'échecs (aucun jeune à l'envol) concernait 13 % des pontes complètes déposées. Le succès de reproduction (nombre de jeunes envolés par rapport au nombre d'œufs pondus) était de 82 % pour l'ensemble de la période d'étude. La faiblesse de l'échantillon n'a pas permis la mise en évidence d'éventuelles variations interannuelles des paramètres de reproduction.

Pineraie subalpine

Statut de la population subalpine.— Les résultats du baguage montrent la sédentarité de l'espèce dans le domaine subalpin. Sur 128 oiseaux bagués volants (adultes et juvéniles), 16 ont été contrôlés sur les mêmes sites de capture: 10 l'année $n + 1$, 4 l'année $n + 2$, 2 l'année $n + 3$. Sur 224 poussins bagués au nid, 3 ont été contrôlés l'année suivante dont 1 femelle couvant dans un nichoir et une autre l'année $n + 2$ également femelle au nid. À ces résultats il faut ajouter l'observation particu-

lière de deux femelles baguées adultes en octobre 1992, marquées de bagues colorées qui ont permis des contrôles visuels répétés dans une parcelle d'étude de 13,5 ha à 1900 mètres d'altitude. L'une a été observée pendant 7 ans jusqu'en juillet 1999 après s'être reproduite 2 fois dans les nichoirs de la parcelle, les autres années dans des trous au sol. L'autre a été suivie au cours de 8 années consécutives, se reproduisant 6 ans dans les nichoirs et 2 fois en dehors. Elle a été observée la dernière fois nourrissant une nichée en juillet 2000. Ces observations témoignent d'une remarquable fidélité au site et d'une grande longévité dans cet habitat de haute altitude.

Occupation des nichoirs.— Les Pins à crochets, relativement jeunes, n'offrant pas de cavités naturelles, les mésanges, en l'absence de nichoirs, nichent au sol. Le taux maximum d'occupation des nichoirs a été de 55 % (pour 37 nichoirs en place).

Densités printanières.— Le nombre de couples cantonnés sur une parcelle d'étude de 13,5 ha à 1900 mètres d'altitude a varié au cours des dix années d'étude de 4 à 7, soit de 3 à 5,2 couples/10 ha.

Dates des pontes.— La date moyenne de ponte du premier œuf fut le 15 mai, la plus précoce le 30 avril (1997), la plus tardive le 29 mai (2001) ($n = 138$).

Grandeur des pontes (TAB. 1 et FIG. 1).— La majorité (81 %) des premières pontes comptait de 6 à 8 œufs, les plus nombreuses (37 %) étant de 7 œufs et celles de plus de 8 œufs représentaient seulement 6 % des cas. Une deuxième ponte n'a été observée qu'au cours de 5 années sur les 10 de l'étude et elle est survenue dans tous les cas lorsque la grandeur de la première était supérieure à 7 œufs. La deuxième ponte comportait en moyenne 6,92 œufs ($ds. = \pm 0,64$; $ext. = 6-8$; $n = 13$).

La femelle baguée suivie au cours des huit années consécutives sur la même parcelle a été accouplée avec au moins 4 partenaires différents. La grandeur de ses pontes a varié de 6 œufs (en 1993) à 9 (en 1998) avec une moyenne de 7,3 pour les 6 années où ses pontes ont été contrôlées.

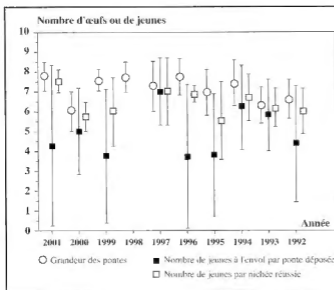


FIG. 1.— Paramètres de reproduction (premières pontes) de la Mésange noire dans la forêt subalpine à Pins à crochets (1800-2000 m). Pour l'année 1998 figure seulement la grandeur de la ponte.

Coal Tit Breeding characteristics (first clutches) in Montane Pine forest (1800-2000 m a.s.l.). For 1998, only clutch size was recorded.

Nombre de jeunes à l'envol. Succès de reproduction (TAB. 1 et FIG. 1).— Les nichées réussies ($n = 86$) comptaient 5 jeunes à l'envol dans 14 % des cas, 6 dans 28 %, 7 dans 34 % et 8 dans 12 %. Pour les premières pontes complètes 23 % n'ont donné aucun jeune. Le succès de reproduction calculé pour les seules premières pontes a varié selon les années de 48 à 81 % avec une moyenne de 62 %. Les pontes les plus productives étaient celles de 7 œufs (93 % de jeunes à l'envol par rapport au nombre d'œufs pondus par nichées réussies, et 87 % pour les pontes de 6 et 8 œufs). Les deuxièmes pontes ont donné 6,38 jeunes à l'envol ($d.s. = \pm 1.7$; ext. = 4-8; $n = 8$) par nichée réussie.

Durée de la période de reproduction.— Elle peut atteindre 3 mois (1994, 1997) voire davantage comme en 1996 entre la ponte du premier œuf (seconde semaine de mai) et l'envol des jeunes issues d'une deuxième ponte (troisième semaine d'août).

Différences entre les deux étages, montagnard et subalpin.— La date moyenne de la ponte à l'étage subalpin est significativement plus tardive (test t, $ddl = 16$; $p = 0.010$) et significativement corrélée ($R = 0.723$; $p = 0.027$; $n = 9$) à la date moyenne de ponte à l'étage montagnard.

La grandeur des pontes est significativement plus faible dans la pineraie subalpine que dans les forêts de l'étage montagnard (6,96 vs 7,39, test t non apparié = 2,371; $ddl = 184$; $p = 0.019$) de même que le nombre de jeunes à l'envol par ponte déposée (4,84 vs 5,87; MANN-WHITNEY; $U = 1289,5$; $p = 0.047$). Le nombre de jeunes à l'envol par nichées réussies (6,26 vs 6,77) ne diffère pas significativement (test t, $p = 0.079$), ce qui tend à indiquer de moindres pertes lors de l'élevage des jeunes dans la pineraie.

Le succès de reproduction diminue à l'étage subalpin (62 % vs 82 %) en relation avec des conditions climatiques plus sévères, mais reste élevé ce qui témoigne d'une bonne adaptation à l'environnement de haute altitude.

Facteurs de variation dans la pineraie subalpine.— Seuls quelques-uns des facteurs potentiels à l'origine des importantes variations des dates et des paramètres de reproduction d'une année à l'autre ont pu être évalués dans la pineraie à crochets.

- Dates de ponte et température: pour l'ensemble des 6 années où les relevés de températures étaient disponibles (1996-2001), il n'existait aucune corrélation entre la date moyenne de la ponte du premier œuf et la somme (ou la moyenne) des températures journalières des 10 ou des 20

jours qui précédaient, ni avec la somme des températures journalières du mois d'avril seul ou encore du 1^{er} avril jusqu'à la date de la ponte. Par contre la ponte survient après une élévation de la température moyenne journalière au-dessus de 4 °C et une corrélation positive apparaît entre la date de la ponte et la date du début de la période où la température moyenne journalière est supérieure à 4 °C pendant 4 jours consécutifs ($R = 0.85$; $p = 0.032$; $n = 6$) (Fig. 2).

• Grandeur et date de ponte; (Fig. 3): la grandeur de la ponte a été plus élevée les années où la date de ponte était plus tardive ($R = 0.677$; $p = 0.032$; $n = 10$). L'année 1997 fait exception avec la date de ponte la plus précoce de toute la période d'étude, manifestement en relation avec les températures très élevées du mois d'avril, mois précédant la ponte (dont la somme était de 63.4 °C pour une moyenne de 5.1 °C pour les six années). Cette corrélation positive devient beaucoup plus

significative si l'on exclut l'année 1997 ($R = 0.897$; $p = 0.001$; $n = 9$).

• Grandeur de ponte et densités: sur le quadrat de 13.5 ha de la zone d'étude de la pineraie, la grandeur des pontes a été négativement corrélée à la densité des couples nicheurs observée de 1989 à 2001 ($R = -0.731$; $p = 0.005$; $n = 13$).

• Grandeur de ponte et température (Fig. 4): pour l'ensemble des 6 années (1996-2001), il n'a pas été mis en évidence de corrélation entre la grandeur de la ponte et la température moyenne journalière des 5, 10 ou 20 jours précédant la date moyenne de ponte. 1996 et 2001 se sont caractérisées par des grandeurs de ponte élevées et des températures basses mais elles correspondaient aux années où les densités de couples nicheurs étaient les plus basses. Si l'on fait exception de ces deux années on trouve pour les 4 autres une forte corrélation positive entre la grandeur de la ponte et la température moyenne de la décade précédant

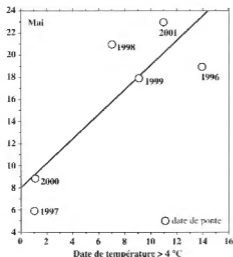


FIG. 2.— Corrélation entre la date moyenne de la ponte et la période d'augmentation de la température moyenne journalière au-dessus de 4 °C pendant 4 jours consécutifs (jours du mois de mai) dans la forêt subalpine à Pin à crochets.

Correlation between average laying date and time of the year when mean daily temperature reached over 4 °C for 4 successive days in Mountain Pine forest.

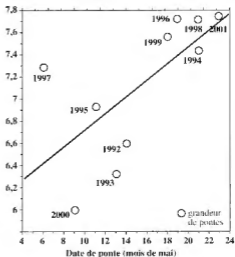


FIG. 3.— Relation entre la date et la grandeur de la ponte dans la forêt subalpine à Pins à crochets. *Relation between laying date and clutch size in Mountain Pine forest.*

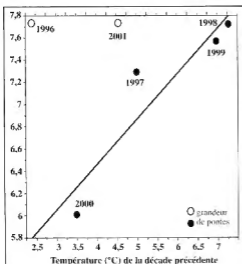


FIG. 4.— Relation entre la grandeur de la ponte et la température de la décade précédant la ponte dans la forêt subalpine à Pins à crochets. Il existait une corrélation positive pour les 4 années 1997, 1998, 1999, 2000. *Relation between clutch size and mean temperature during the ten day period preceding laying in Mountain Pine forest. A positive correlation was found in 1997, 1998, 1999 and 2000.*

la date de ponte ($R = 0.951$; $p = 0.049$; $n = 4$).

• **Grandeur de ponte et nourriture hivernale :** en hiver les Mésanges noires consomment régulièrement les graines des Pins à crochets qui deviennent accessibles lors de la déhiscence des cônes, ressource qui pourrait influencer les effectifs et l'état physiologique des reproducteurs au début du printemps. Il n'a pas été mis en évidence de corrélation entre la grandeur des pontes et le volume de la fructification des pins l'hiver précédent mesuré au cours de 5 années successives.

• **Jeunes à l'envol, succès de reproduction et grandeur des pontes :** ni le nombre de jeunes à l'envol par ponte déposée, ni le succès de reproduction ne sont corrélés à la grandeur de la ponte ($R = 0.077$; $p = 0.855$; $n = 8$ et $R = 0.373$; $p = 0.323$; $n = 9$). Celle-ci ne rend compte que de 40 % de la variation interannuelle du nombre de jeunes par nichée réussie. Les importantes variations du succès de reproduction sont essentiellement fonction de la prédation et des précipitations

pluvio-neigeuses dont l'association a conduit au plus faible succès observé en 1996 (48 %), le taux d'échec atteignant 45 % des pontes commencées. La prédation seule, peut représenter jusqu'à deux tiers des échecs comme en 2001. Chutes de neige associées aux basses températures peuvent conduire à un abandon des pontes en cours d'incubation et à la mort des jeunes au nid comme lors de la deuxième décade de mai 1995 (après une première décade particulièrement chaude). Témoin de cette forte influence des conditions climatiques, la corrélation positive entre le nombre de jeunes par nichée réussie et la température moyenne de la période d'élevage des jeunes (estimée à 20 jours) ($R = 0.635$; $p = 0.06$; $n = 9$).

DISCUSSION

Densités printanières

Les variations des densités ont été importantes tant le long du gradient altitudinal que d'une année à l'autre. Des variations interannuelles de même amplitude que celles observées sur nos quadrats ont été rapportées à partir du calcul d'indices d'abondance en hêtraie-sapinière dans d'autres massifs ariégeois entre 1990 et 2003 (FAURE, 2004). Ces variations ont été indépendantes des phénomènes d'invasion qui ont atteint la région (CLOUET, 1998; FAURE, 2004).

Les densités les plus élevées se rencontrent à l'étage montagnard dans les sapinières et hêtraies-sapinières. Elles sont du même ordre de grandeur que celles, par exemple, des Vosges du Nord : 6.5 à 8 couples/10 ha dans les forêts mixtes ou les pinèdes âgées (MULLER, 1997), ou des sapinières du massif du Pilat : 11.2 (LEBRETON *et al.*, 1971). Elles n'atteignent pas toutefois les plus hautes valeurs rapportées pour les forêts des Pyrénées orientales, de l'ordre de 13.5 couples/10 ha à l'étage subalpin à 21.9 au montagnard, qui ont pu faire évoquer une inflation des densités assimilable à un élément du syndrome d'insularité (GÉNARD & LESCOURRET, 1985).

Les densités les plus faibles s'observent dans les deux habitats extrêmes du gradient nord-pyrénéen, la chênaie de basse altitude et la pineraie à crochets subalpine. Dans la chênaie la Mésange noire est associée à 5 autres paridés et des phéno-

mènes de concurrence interspécifique ne sont pas à exclure. La pineraie, qu'elle partage avec la seule Mésange huppée *Parus cristatus*, représente un habitat marginal où les ressources trophiques sont limitées par les conditions climatiques et où l'influence de la densité des couples nicheurs apparaît bien sur l'effort de reproduction. Les densités printanières n'ont pas été modifiées par l'installation des nichoirs, les mêmes valeurs moyennes étant observées avant leur mise en place et dans d'autres pineraies subalpines des Pyrénées centrales: Val d'Aran, Néouvielle (GÉNARD & LESCOURET *in litt.*, obs. pers.). Ces densités les plus faibles dans le contexte pyrénéen correspondent cependant à celles rapportées pour les forêts de feuillus des Vosges: 2 à 5 couples/10 ha (MULLER, 1997) ou les pinèdes de Grande-Bretagne: 3 couples/10 ha (LACK, 1966).

Fidélité au site

Les observations d'oiseaux bagués témoignent d'une grande fidélité territoriale et le recrutement dans la population nicheuse de jeunes nés sur place complète les observations hivernales de fidélité au site de naissance déjà mise en évidence dans une autre pineraie pyrénéenne mais sur une courte période (BROTTONS, 2000). La durée de l'observation des deux femelles adultes marquées se rapproche de la longévité maximale rapportée pour l'espèce: 9 ans (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1993).

Dates de ponte

Les dates de ponte des Mésanges noires dans les Pyrénées sont influencées par l'altitude comme dans d'autres massifs (LE LOUARN 1977; ZANG, 1980; CLOUET, 1996).

La date plus tardive de la ponte avec l'élévation altitudinale est liée à la baisse de la température qui diminue de 0,5° tous les 100 mètres (GAUSSEN, 1926; GRUBER, 1978). La température, outre son effet thermique direct agit aussi sur l'émergence des ressources alimentaires (LACK, 1966; BALEN, 1973; PERRINS & MCLEBBY, 1989). Chez la Mésange bleue d'Afrique du Nord (*Parus caeruleus ultramarinus*), la date de la ponte est significativement plus tardive à haute altitude et elle est corrélée au stade de déboutrement des Chênes-lièges et donc à l'émergence de nouvelles ressources alimentaires (CHABI & ISENMANN, 1997).

Le rôle de la température dans le déclenchement de la ponte et dans les variations de ses dates d'une année à l'autre est bien mis en évidence dans la pineraie subalpine par la corrélation entre dates observées et période d'augmentation de la température au-dessus du seuil des 4° pendant 4 jours (durée nécessaire à la formation d'un œuf).

Grandeur des pontes

Variations avec l'altitude.— Nos résultats montrent que la grandeur de la ponte évolue selon le gradient altitudinal avec une tendance à l'augmentation dans la tranche altitudinale 1400-1600 m puis une diminution significative aux altitudes plus élevées. L'augmentation de la grandeur de la ponte à la partie supérieure de l'étage montagnard correspond aussi à la zone de plus fortes densités qui paraît bien représenter l'habitat optimal de la Mésange noire où les ressources seraient les plus abondantes. Une tendance à l'augmentation de la grandeur de la ponte qui est plus élevée à 900 qu'à 100 m d'altitude a déjà été rapportée dans le Harz, alors qu'une diminution était observée chez les autres espèces (ZANG, 1980). À haute altitude, la diminution de la grandeur des pontes s'observe également dans les Alpes (LE LOUARN, 1977; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1993).

L'influence de l'altitude sur la grandeur de la ponte chez les mésanges a été discutée dans différents habitats méditerranéens mais à des altitudes relativement basses et avec des résultats pouvant paraître non concordants. En Espagne, il n'a pas été observé de différence de grandeur de ponte chez la Mésange bleue dans les chênaies à *Quercus ilex* entre 500-750 mètres et 900-1000 mètres (GIL-DE-GADO *et al.*, 1992). Par contre dans les chênaies à *Q. pyrenaica*, la grandeur de la ponte diminue nettement à l'altitude (POTTI *et al.*, 1988; FARGALLO & JOHNSTON, 1997). En Algérie, la grandeur de la ponte est identique dans trois chênaies à *Q. suber* à 30,500 et 900 mètres (CHABI & ISENMANN, 1997). Par contre elle est plus élevée dans les chênaies à *Q. faginea* à 1000 mètres qu'à 500 mètres, phénomène interprété comme la conséquence d'une meilleure qualité d'habitat et en particulier d'une plus grande abondance de ressources trophiques (chenilles) à l'altitude la plus élevée (CHABI *et al.*, 1995). Chez la Mésange charbonnière (*Parus major*), la grandeur de la ponte tend à augmenter entre 500 et

950 m d'altitude dans les chênaies à *Q. ilex* de l'Est de la péninsule ibérique (BELDA *et al.*, 1998). Dans les Pyrénées, nos observations sur ces deux espèces sont concordantes avec les résultats précédents : chez la Mésange bleue, la grandeur de la ponte tend à augmenter de la basse altitude : 9,27 ($n = 55$) à 110 mètres à la tranche altitudinale 1100-1200 mètres : 9,97 ($n = 32$), mais de manière peu significative (test t , $p = 0,058$). Chez la Mésange charbonnière, la grandeur de la ponte passe de 9,04 ($n = 23$) à 10,12 ($n = 8$) (test t , $p = 0,19$, non significatif). Chez les deux espèces survient ensuite une diminution significative aux altitudes supérieures.

Au total, la relation entre grandeur de la ponte et altitude se fait selon deux modalités : à une élévation modérée de l'altitude correspond une tendance à l'augmentation du nombre d'œufs pondus (probablement en relation avec une meilleure qualité d'habitat et une augmentation des ressources trophiques) alors qu'à haute altitude l'effort reproducteur est limité par des conditions d'environnement de plus en plus sévères (et des ressources alimentaires moindres ou différentes).

Variations avec la date de la ponte.— Une relation entre la grandeur et la date de la ponte a été rapportée pour les Mésanges charbonnière et bleue, les pontes les plus précoces comptant le plus grand nombre d'œufs, d'une année à l'autre, et de manière encore plus significative au cours de la même saison de reproduction (KLUYVER, 1951; BALEN, 1973; LECLERQ, 1977; PERRINS, 1979; HILDEN, 1990). L'origine en serait la quantité disponible de chenilles, principales proies en période de reproduction (PERRINS & MCLEERY 1989; PERRINS, 1990). Chez la Mésange noire cette relation n'a pas été observée, l'hypothèse avancée étant une plus grande régularité des ressources alimentaires dans les conifères par rapport au pic d'abondance des chenilles dans les forêts de feuillus (LACK, 1966; LÖHRL, 1974; MICHELLAND, 1980). Dans la pineraie pyrénéenne, plus les pontes sont tardives, plus leur grandeur augmente et il n'existe pas de variation significative du nombre d'œufs au cours de la saison. Cette situation paraît trouver son origine dans un régime alimentaire différent des mésanges de plaine puisque les apports aux poussins ne comportent que 6,3 % de chenilles pour 53,8 % d'insectes volants et 13,4 % d'araignées (CLOUET,

1990). L'abondance des ressources et leur longue disponibilité au cours de l'été (par rapport à un pic d'abondance de chenilles) permettraient également l'occurrence de deuxièmes pontes, les années où la grandeur des premières est élevée et le facteur alimentaire ne limiterait pas le déroulement tardif de la saison de reproduction comme c'est le cas en plaine chez les mésanges qui nourrissent leurs jeunes de chenilles (BLONDEL, 1985; BLONDEL *et al.*, 1987; FIDALGO 1990).

Variations avec la température.— La relation observée certaines années dans la forêt de Pins à crochets entre la grandeur de la ponte et la température de la décade précédente conduit à discuter l'influence de la température sur l'effort de reproduction à haute altitude. Comme dans le déterminisme de la date de la ponte, la température intervient par un effet direct (sur l'énergie nécessaire à la maintenance individuelle et à la formation des œufs) et indirect par le biais de l'émergence des ressources alimentaires. L'abondance de celles-ci a un effet déterminant sur la grandeur de la ponte bien mis en évidence chez les Mésanges charbonnière et bleue (BALEN, 1973; PERRINS & MCLEERY, 1989; PERRINS, 1991). Le développement de grandes quantités de ressources sous l'effet de températures élevées pourrait donc augmenter la grandeur de la ponte (comme lors des années 1998-1999). À l'inverse, des températures basses (outre le coût énergétique pour les oiseaux), en empêchant l'émergence de ressources alimentaires abondantes, peuvent limiter le nombre d'œufs pondus. Cet effet de la température interviendrait principalement les années où les densités sont élevées (les ressources constituant alors un facteur limitant encore plus important) et n'aurait pas d'influence les années où les densités sont faibles (comme lors des années 1996 et 2001).

Diminution de la grandeur de la ponte dans les Pyrénées.— La grandeur des pontes dans les Pyrénées centrales se situe au niveau des valeurs les plus basses rapportées pour l'espèce. Dans le Nord et le centre de l'Europe les premières pontes comptent entre 8,2 et 9,9 œufs et les deuxièmes pontes ont une fréquence élevée (CRAMP & PERRINS, 1993; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1993). Seules les données de Corse (5,2 à 6,3; BLONDEL *et al.*, 1980; ISENMANN, 1982), d'une plantation de Pins

sylvestres au Portugal (6.17; FIDALGO, 1990) ou d'Afrique du Nord (5.8; HIM DE BALSAC & MAYAUD, 1962) sont inférieures. Dans les Alpes, à altitudes comparables, les pontes comptent un œuf de plus (8.9 à 7.4; LE TAYARN, 1977). Une variation climale selon la latitude (LACK, 1947, 1966) pourrait être évoquée mais elle n'est pas concordante avec les résultats rapportés pour l'Europe continentale (8.2 à 8.9 en Allemagne (LÖHRI, 1974), 8.5 au Mont Ventoux (MICHELLAND, 1980) à une latitude voisine des Pyrénées (et à une altitude entre 650 et 1050 m). D'autre part, l'hypothèse d'ASHMOLE (RICKLEFS, 1980) selon laquelle la grandeur de la ponte varie en fonction du degré de disponibilité saisonnière des ressources est difficile à retenir dans un contexte montagnard aux conditions climatiques très contrastées proche de la situation des hautes altitudes et très peu différentes des Alpes. Pas davantage, l'hypothèse d'une fécondité réduite en relation avec les contraintes sévères de l'environnement de la haute altitude qui pourrait être évoquée pour la population subalpine, comme chez des espèces en limite de distribution (JARVINEN, 1986; VEISTOLA *et al.*, 1995) ne peut expliquer les faibles valeurs observées aux altitudes les plus basses et dans les différents types d'habitats.

La variation intrapyréenne de la grandeur de la ponte est faible (± 0.43) et même pour les plus fortes valeurs, l'écart reste important avec les autres populations européennes. Une telle diminution de la grandeur de la ponte ne s'observe pas dans les populations pyrénéennes de Mésanges charbonnière et bleue dont la distribution est continue en périphérie des Pyrénées jusqu'à la basse montagne et dont la grandeur de la ponte, à basse altitude, n'est pas différente des autres valeurs d'Europe occidentale. La faible grandeur de ponte des Mésanges noires pyrénéennes est donc à considérer dans le contexte de l'isolement de cette population, isolement géographique par rapport à l'aire européenne (SPITZ, 1994) et absence d'influence des invasions sur les effectifs pyrénéens (CLOUET, 1998; FAURE, 2004). Comme l'ont suggéré de nombreuses études sur les autres espèces de mésanges dans des habitats hétérogènes, la grandeur de la ponte refléterait un ajustement pour répondre aux différentes contraintes de l'environnement local (BLONDEL, 1985; ISENMANN, 1987; DHANAY *et al.*, 1990; BLONDEL *et al.*, 1991, 1993, 1998; CHAB, *et al.*, 1995). Le suc-

ces de reproduction élevé des Mésanges noires pyrénéennes, comparable à l'étage montagnard aux données de la Forêt Noire (81 à 86 %, LÖHRI, 1974) ainsi que leur longévité (comme en atteste l'observation des 2 femelles baguées) témoigneraient de la bonne adaptation à ce milieu. La faible grandeur de ponte apparaîtrait donc comme la résultante d'un flux génique faible ou nul et d'une réponse à la pression sélective de facteurs locaux notamment à disponibilité et le type de nourriture disponible au cours de la période de reproduction.

BIBLIOGRAPHIE

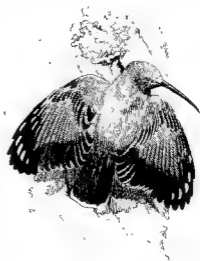
- BALEYAN (J.H.) 1973 – A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 61: 1-93.
- BILDA (E.J.), BARBA (I.), GIL-DOLADO (J.A.), IGLESIAS (E.J.), LÓPEZ (G.M.) & MONROS (J.S.) 1998 – Laying date and clutch size of Great Tits (*Parus major*) in the Mediterranean region: a comparison of four habitats types. *J. Ornithol.*, 139: 269-276.
- BLONDEL (J.) 1985 – Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *J. Animal ecol.*, 54: 531-556.
- BLONDEL (J.), ISENMANN (P.) & MICHELLAND (D.) 1980 – Insularité et démographie chez la Mésange bleue (*Parus caeruleus*) et la Mésange noire (*P. ater*) en Corse. *L'Oiseau et R.F.O.*, 50: 299-305.
- BLONDEL (J.), CLAMENS (A.), CRAMM (P.), GILBERT (H.) & ISENMANN (P.) 1987 – Population studies on tits in the Mediterranean region. *Ardea*, 74: 51-65.
- BLONDEL (J.), DUVILLON (A.), MAISTRE (M.) & PIERRET (P.) 1993 – Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88: 9-14.
- BLONDEL (J.), DIAS (P.C.), MAISTRE (M.) & PIERRET (P.) 1993 – Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk*, 110: 511-520.
- BLONDEL (J.), MAISTRE (M.), PIERRET (P.), HUGUETZ-BOUSSES (S.) & LAMBOURTS (M.M.) 1998 – Is the small clutch size of a Corsican Blue Tit population optimal? *Oecologia*, 117: 80-89.
- BRITONS (L.) 2000 – Water spacing and non breeding social system of the Coal Tit *Parus ater* in a subalpine forest. *Ibis*, 142: 651-667.
- CHAB (Y.) & ISENMANN (P.) 1997 – La reproduction de la Mésange bleue (*Parus caeruleus ultramarinus*) dans les subergies *Quercus suber* à trois différentes altitudes en Algérie. *Alauda*, 65: 13-18.
- CHAB (Y.), ISENMANN (P.), BENYACOLB (S.) & SAMRAOUI (B.) 1995 – Breeding ecology of the North african Blue Tit (*Parus caeruleus ultramarinus*) in two semi-evergreen oak forests in

- Algeria. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50: 133-140.
- CLOUET (M.) 1990 - La reproduction de la Mésange noire (*Parus ater*) en forêts subalpines de Pns à crochets des Pyrénées centrales: premiers résultats. *Acta bio. montana*, 10: 37-44.
- CLOUET (M.) 1996 - Variations de la ponte des mésanges et altitude dans les Pyrénées. *Alauda* 64: 159-164.
- CLOUET (M.) 1997 - La Mésange noire in: JOACHIM (J.), BOUSQUET (J. F.) & FAUPEL (C.), *Atlas des oiseaux nicheurs de Midi-Pyrénées*. AROMP. Muséum d'Histoire Naturelle Toulouse. • CLOUET (M.) 1998 - Invasions et populations pyrénéennes de Mésanges noires (*Parus ater*) et Bécrotes (*Luscia curvirostris*). *Pistruac* (Muséum Toulouse) 17: 58-61.
- CRAMP (S.) & PERRINS (C.M.) (eds) 1993 - *The Birds of the Western Palearctic* Vol. VII. Oxford University Press.
- DHONDT (A.A.), ADRIANSEN (F.), MATTHYSEN (E.) & KEMPENAEERS (B.) 1990 - Non-spatial catch sizes in birds: evidence for the gene flow hypothesis. *Nature* 348: 723-725.
- FARGALLO (J.A.) & JOHNSON (R.D.) 1997 - Breeding Biology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in a Montane Mediterranean Deciduous Forest: the Interaction of Latitude and Altitude. *J. Orn.*, 138: 83-92.
- FAUPEL (C.) 2004 - Dynamique de population (1990-2003) de la Mésange noire (*Parus ater*) durant la période de nidification en forêt communale d'Arles Hermites (09). *Pistruac* Muséum Toulouse, 19: 37-46.
- FIDALGO (L.) 1990 - Breeding patterns of the Coal Tit (*Parus ater*) and the Great Tit (*Parus major*) in pine strands in Portugal. in: *Population Biology of Passerine Birds*. BLONDEL (J.) et al. ed. NATO ASI Series, 24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- GAUSSEN (H.) 1926 - Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 55: 1-564.
- GENARD (M.) & LENCOLRET (F.) 1985 - Caractères insulaires de l'avifaune forestière des Alpes du Sud et des Pyrénées orientales. *Leal Gener* 6: 209-221.
- GIN-DELEGADO (J.A.), LOPEZ (G.) & BARBA (E.) 1992 - Breeding ecology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in eastern Spain, a comparison with other localities with special reference to Corsica. *Ornis Scand.* 23: 444-450.
- GLITZ VON BLUTZHEIM (U.) & BAUER (K.) 1993 - *Handbuch der Vogel Mitteleuropas* Vol 13. Aula Verlag Wiesbaden.
- GRIBER (M.) 1978 - *La végétation des Pyrénées aréennes et catalanes occidentales*. Thèse Univ. Aix Marseille.
- HIRN DE BAISAC (H.) & MAYAL (N.) 1962 - *Les Oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. Lechevalier, Paris.
- JÄRVEN (O.) 1990 - Long term study of a northern population of the Blue Tit *Parus caeruleus* in: *Population Biology of Passerine Birds*. BLONDEL (J.) et al. ed. NATO ASI Series, 24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- JENMANN (P.) 1982 - The influence of insularity on fecundity in tits (*Aves: Paridae*) in Corsica. *Acta Oecol.* 2: 295-301.
- JENMANN (P.) 1987 - Geographical variation in clutch size: the example of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in the Mediterranean area. *Vogelwarte* 34: 93-99.
- JÄRVEN (O.) 1986 - Clutch size of passerines in harsh environments. *Oikos*, 46: 365-371.
- JOACHIM (J.), CLOUET (M.), BOUSQUET (J.F.) & FAUPEL (C.) 1990 - Peuplements d'oiseaux nicheurs des forêts pyrénéennes: comparaison du peuplement des différentes essences. *Acta bio. montana*, 10: 135-158.
- KELLYER (H.N.) 1950 - The population ecology of the Great Tit *Parus major*. *Ardea* 39: 1-135.
- LACK (D.) 1947 - The significance of clutch size. *Ibis*, 89: 302-352.
- LACK (D.) 1966 - *Population Studies of Birds*. Oxford Univ. Press.
- LEBRION (P.), THILVENOT (M.), LEBLOND (J.D.) & BRAEMER (H.) 1971 - Etude ornithologique du massif du Picat (Lure). *Alauda* 39: 37-345.
- LECLERCQ (B.) 1977 - Étude phénologique des paramètres liés à la reproduction des mésanges en forêts de chênes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 31: 599-619.
- LE LOUARN (H.) 1977 - *Les mammifères et les oiseaux des Hautes Alpes: adaptation à la vie en montagne*. Thèse Univ. Rennes.
- LLOYD (H.) 1974 - *Die Lammenersee Nece*. Brehm-Bacherei.
- MCCLELLAND (D.) 1980 - La reproduction des mésanges dans la cedraie du Mont Ventoux (Vaucluse) en 1976-1979. *Alauda*, 48: 13-129.
- MILLER (Y.) 1997 - Les oiseaux de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord. *Ciconia*, 31: 1-347.
- PERRINS (C.M.) 1979 - *British Tits*. Collins, Londres.
- PERRINS (C.M.) 1990 - Factors affecting clutch size in Great and Blue Tits. in: *Population Biology of Passerine Birds*. BLONDEL (J.) et al. ed. NATO ASI Series, 24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- PERRINS (C.M.) 1991 - Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133: Suppl. 1: 49-54.
- PERRINS (C.M.) & MCCLELLAND (R.H.) 1989 - Laying dates and clutch size in the Great Tit *Wilson*. *Bull.*, 101: 236-253.
- POTTI (J.), MUÑOZ (S.), SANCHEZ-AGUIADO (F.J.) & BLANCO (D.) 1988 - La reproducción del Herrerillo común (*Parus caeruleus*) en un robledal del centro de España. *Ardeola*, 35: 31-43.
- RIKKLEIN (R.E.) 1980 - Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97: 38-49.
- SPITZ (F.) 1994 - La Mésange noire in: *Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France*, YCAMPAN-BERHOUT (D.) & JARRY (G.), Eds. SOF, Paris.
- VANTOLA (S.), LEHIKONEN (E.) & JON LÄVARI (J.) 1995 - Breeding biology of the Great Tit (*Parus major*) in a marginal population in northernmost Finland. *Ardea* 83: 419-420.
- ZANG (H.) 1980 - Der Einfluss der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie hochalpenbrütender Singvögel im Harz. *J. Ornithol.*, 121: 371-386.

COMMENT ET POURQUOI LA RICHESSE AVIFAUNISTIQUE ÉVOLUE-T-ELLE EN MONTAGNE ?

Philippe LEBRETON¹ et Irène GIRARD²

How and why bird species-diversity varies in mountain? It is a well-known ecological fact that species richness decreases with altitude, often with syntopic plants and animals affected alike. Nonetheless the causes of this decrease are not clear, with several hypotheses having been put forward: primary productivity and plant diversity, direct thermodynamic effects, island or area effects. A typological profile is given using literature data but also referring to an experiment carried over a bird and mesological transect in the Vanoise National Park. Although temperature decreases linearly with altitude, vegetation zones tend to change by step rather than gradually which causes variations in the qualitative composition of bird communities, it therefore seems logical to split high altitude ecosystems in two sub-units: one wooded and the other not (alpine zone), having each their own determinism within a general logic. "Internal" parameters (biological traits: size, diet, reproduction and migration) are as important as "external" parameters (vegetation type and soil characteristics), with the former adapted to the latter, in a manner relatively independent from altitude. The altitudinal decrease in bird species would result from an adequacy of biological traits (mainly size, via the body size law relative to



thermo-energetic equilibriums) to ecological parameters (thermal and plant habitats) as well as the number of species corresponding to those criteria in a biogeographical context.

Mots clés Avifaune, Altitude, Richesse spécifique, Métabolisme, Habitat en Vanoise (France)

Key words Bird communities, Altitude, Species richness, Metabolism, Habitats in Vanoise (France)

¹ Comité scientifique du Parc national de la Vanoise, BP 705, F-73007 Chambéry Cedex.

² Mission scientifique du Parc national de la Vanoise, BP 705, F-73007 Chambéry Cedex (fax 33(0)4 79 96 37 18).

INTRODUCTION

La raréfaction altitudinale de la richesse spécifique (expression fréquente de la notion plus récente de biodiversité) est un phénomène depuis longtemps documenté, chez les plantes comme chez les animaux, insectes ou oiseaux. Dès 1850, Tschudi (cité dans le premier *Atlas des Oiseaux nuirs de Suisse*, 1980 : 17) mentionnait la diminu-

tion du nombre d'espèces d'oiseaux de la plaine aux cimes alpestres. Sur quatre récentes situations des Alpes franco-suisse, une baisse moyenne de 60 % (valeurs extrêmes 43 et 71 %) de la richesse avifaunistique est observée entre étages boisés et étage alpin.

Face à cette évidence, on s'achoppe encore sur les modalités ou les mécanismes susceptibles d'accompagner ou de justifier un phénomène

aussi général. Si l'altitude est forcément en cause, est-elle directement (par le biais thermique notamment, ressenti de manière peut-être anthropocentriste) ou indirectement (par le relais de la végétation, considérée comme producteur primaire ou comme paysage)? La même explication vaut-elle d'ailleurs indistinctement pour chaque groupe vivant, homéotherme ou hétérotherme? En outre, comment chaque groupe (et chaque espèce) s'intègre-t-il au sein de la biocénose et de l'écosystème? Plus prosaïquement, la courbe représentant l'évolution altitudinale de la richesse est-elle régulièrement décroissante (linéaire ou curviligne) ou présente-t-elle une partie initiale verticale, concave ou convexe, une cassure à un ou des niveau(x) particulier(s)?

Ces interrogations ne sont évidemment ni formelles ni sectorielles, mais sous-tendent l'idée d'un modèle de structure et de fonctionnement de l'écosystème de montagne, elles présentent également l'intérêt de permettre d'envisager l'évolution de l'écosystème alpestre dans un contexte de dérive climatique. Dans un premier temps, on fournira une mise au point bibliographique, initialement anglophone (et tropicale) mais enrichie de documents francophones apparemment ignorés, elle sera suivie d'un exposé des diverses hypothèses pouvant expliquer la rarefaction altitudinale de la richesse biologique, arguments concrets à l'appui.

MODALITÉS DE L'ÉVOLUTION ALTITUDINALE DE LA RICHESSE DE L'AVIFAUNE

Parmi les diverses références anglophones, l'une pose un problème évoqué ci-dessus, à savoir la forme de l'évolution altitudinale de la richesse avienne. RAHBEK (1995, 1997) distingue les inventaires à caractères dits régional et local. Dans la première catégorie se rangent ainsi les Atlas (nationaux ou régionaux), fort nombreux et documentés en Europe depuis une vingtaine d'années, dont un bon exemple est l'*Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse* (SCHMID *et al.*, 1998); dans la seconde catégorie se placent au contraire les transects stationnels établis dans des vallées alpines, comme celui réalisé en Maurienne (BROYER

et al., 1983). La question n'est pas seulement d'ordre géographique, mais méthodologique.

Dans le premier cas en effet, on peut parler d'inventaires *exhaustifs*, dans l'espace comme dans le temps, les observateurs ne laissant échapper que peu d'espèces sur une grille de 10 x 10 km, suivie pendant plusieurs saisons consécutives, mais la liste avifaunistique obtenue place généralement sur le même pied les espèces communes et les espèces rares (= très et peu fréquentes, respectivement). Dans le second cas au contraire, il s'agit de "sondages" (en espace et en temps limités, indices ponctuels d'abondance ou de fréquence) qui, s'ils ne peuvent prétendre à l'exhaustivité, ont le mérite de restituer sur un nombre suffisamment élevé de stations une image certes tronquée mais proportionnelle de la biocénose; les espèces rares et, ou, à grand territoire sont néanmoins pénalisées par cette démarche. Ces deux types d'inventaires peuvent donc fournir des résultats un peu différents, sans qu'il soit pour autant possible, pour l'instant du moins, de mettre en cause un biais expérimental.

L'analyse des résultats semi bruts de l'Atlas suisse, Nord et Sud des Alpes confondus (= versants à l'échelle régionale), fournit un profil très simple de la décroissance altitudinale de la richesse avifaunistique: de 200 à 1400 mètres (étages collinéen et montagnard), la richesse moyenne est remarquablement constante (37,4 ± 0,4 espèces, 6 tranches de 200 m), vers 1500 mètres se dessine une nette inflexion conduisant à une seconde partie linéairement décroissante, entre 1600 et 2400 mètres, niveau où le nombre moyen d'espèces n'atteint plus que 9 par carré de 100 km² (FIG. 1).

En Valaisse (in LEHRERON *et al.*, 2000: 274), une courbe analogue est obtenue à partir des données floristiques de GENSAZ (1967) tandis que celle concernant les Coléoptères scarabéides (d'après LEMARÉ & STIERNET, 1990) connaît un très net maximum de richesse aux cotes intermédiaires (en moyenne 29 espèces à 1600 m, contre 17 vers 900 m et seulement 9 vers 2800 m); dans le même contexte, le transect avifaunistique effectué en Maurienne par BROYER *et al.* (1983) par la technique de sondage des E.F.P. semble lui aussi connaître un maximum de richesse vers 1000 mètres mais - compte-tenu des écarts expérimentaux -

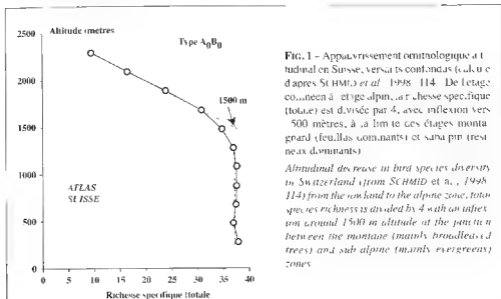


FIG. 1 - Appauvrissement ornithologique altitudinal en Suisse, vers les confondus (calculé d'après SCHMID *et al.*, 1998: 114). De l'étage collinéen à l'étage alpin, la richesse spécifique (totale) est divisée par 4, avec inflexion vers 1500 mètres, à la limite des étages montagnard (feuillus dominants) et sub-alpin (résineux dominants).

*Altitudinal decrease in bird species diversity in Switzerland (from SCHMID *et al.*, 1998: 114): from the lowland to the alpine zone, total species richness is divided by 4 with an inflexion around 1500 m altitude at the junction between the montane (mainly broadleaved trees) and sub-alpine (mainly evergreens) zones.*

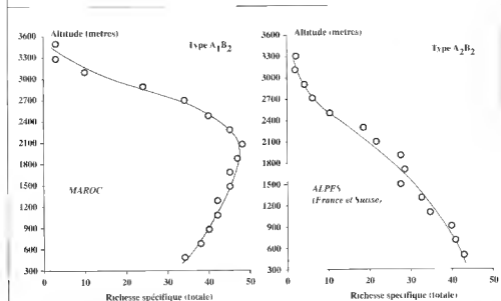


FIG. 2, 3 - Appauvrissement ornithologique altitudinal au Maroc et dans les Alpes franco-suisse (calculé d'après BARREAU *et al.*, 1987). On notera la nette différence des deux profils, obtenus par la même méthodologie d'inventaire (richesse totale).

*Altitudinal decrease in bird species diversity in Morocco and Franco-Swiss Alps (from BARREAU *et al.*, 1987). The contrast between the curves obtained using the same method (total species diversity) is striking.*

il pourrait aussi, s'agir d'une légère décroissance des la plaine, accentuée au delà de 1500 mètres. En revanche, les résultats (de type exhaustif) obtenus au Maroc de 400 à 3600 mètres (BARREAL *et al.*, 1987) sont sans ambiguïté quant à l'existence d'un maximum intermédiaire, puisque la richesse spécifique, égale à 34 à 560 mètres, croît progressivement jusqu'à 48 à 2100 mètres, pour diminuer au delà et ne plus atteindre que 3 vers 3400 mètres (Fig. 2).

D'autres profils, tracés à partir de relevés obtenus eux aussi dans le Paléarctique, confirment la complexité des types observés. BARREAL *et al.* (*loc. cit.*), comparant leurs résultats maghrébins à ceux tirés d'une compilation des inventaires alors disponibles pour les Alpes franco-suisse, observent dès l'étage collinéen une diminution de la richesse avifaunistique quasi linéaire jusque vers 2300 mètres (on passe de 42 à 18 espèces), la diminution s'accroît au delà (10 espèces à 2500 m) pour se ralentir ensuite (2 espèces enco-

re vers 3400 m) (Fig. 3). Mais il y a plus, si, au lieu de faire la moyenne des données des versants nord et sud des Alpes suisses (SCHMID *et al.*, 1998), nous les considérons séparément, deux profils distincts sont observés : au nord des Alpes, la diminution est univoque, modérément mais continuellement accélérée (de 42 à 9 espèces, entre 300 et 2300 m), au sud des Alpes en revanche, une courbe de type "Maroc" est obtenue, moins accentuée toutefois : égale à 34 espèces en plaine, la richesse passe par la valeur 38 vers 1300 mètres (les différences sont significatives, compte tenu de la précision de l'Atlas suisse), pour décroître ensuite quasi linéairement jusqu'à 11 espèces à 2300 mètres (Fig. 4a, b).

Les données fournies par AFFRE & AFFRE (1980) permettent de tracer les courbes altitudinales de richesse dans les Pyrénées Orientales (exposition générale sud) et en Arège (exposition générale nord), constamment en faveur des versants sud, les deux courbes évoluent parallèle

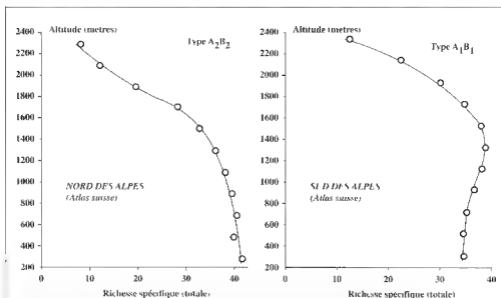


FIG. 4a, b Evolution altitudinale de la richesse ornithologique au Nord et au Sud des Alpes suisses, calculée d'après SCHMID *et al.*, 1998 : 114). On notera la différence des deux profils, obtenus par la même méthodologie et d'inventaire (richesse totale).

Altitudinal variations in bird species diversity North and South of the Swiss Alps (From SCHMID *et al.*, 1998 : 114). The difference between the curves obtained using the same method (total species diversity) is clear.

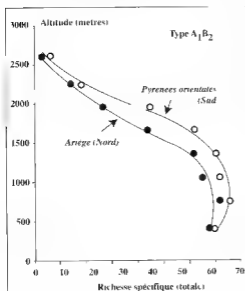


FIG. 5 Évolution altitudinale de la richesse ornithologique dans les Pyrénées (calculé d'après AITRE & AFFRE, 1980). Bien que décalées, les courbes (richesse totale) présentent un profil similaire, quel que soit le vent de situations nord (Ariege) ou sud dominantes (Pyrénées-Orientales).

Altitudinal variations in bird species diversity in the Pyrénées (from AITRE & AFFRE, 1980). Both curves (total species diversity) are similar but shifted between north-facing (Ariege, or mostly South facing (Pyrénées Orientales), aspects

ment, avec un maximum intermédiaire vers 700 mètres, puis une décroissance ralentie au delà de 2200 mètres (FIG. 5). Malgré son caractère assez local, ce profil rappelle celui fourni par BARRIAT *et al.* (1987) pour les Alpes franco suisses. On retrouve le même ralentissement aux plus hauts niveaux dans le travail conduit par WÄRMANN et FLÜRGER (1977-1978) dans les Grisons, en Valais comme en adrets, sans maximum intermédiaire mais avec une légère supériorité des seconds sur les premiers, comme dans les Pyrénées.

Le rapprochement ne peut manquer d'être fait avec la complexité également notée par RAHBERK

(1997), après compilation de 90 travaux d'origine surtout tropicale (73 sur 90) relatifs à des végétaux (21 travaux), des Invertébrés (37 travaux) et des Vertébrés (29 travaux, dont 19 relatifs à des Oiseaux). La distinction est faite entre données continentales ($n = 71$) et insulaires ($n = 19$) mais rien n'est formel quant à d'éventuels effets de versants. Trois profils seraient à considérer : "monotonically decreasing", "horizontal then decreasing", "hump shaped". Dans le premier cas (que l'on ne confondra pas avec une décroissance linéaire), la courbe obtenue est dite encore "concave", dans le troisième, elle présente un maximum, une "bosse", aux niveaux intermédiaires.

Bien que l'auteur estime que "a pattern where the species richness curve is almost horizontal up to a certain elevation before declining or is hump shaped, seems more typical than a monotonic decline", l'extraction de 26 données - dont seulement 3 non tropicales - relatives aux Vertébrés démontre que l'induction reste grasse, niveaux topographiques confondus (TAB. 1).

Préalablement à l'examen des références européennes mentionnées de RAHBERK, on proposera - par "principe d'économie" - une typologie fondée sur une double évolution d'un seul et même schéma de

TABLEAU 1 Types de décroissance de la richesse spécifique en fonction de l'altitude (modèles théoriques)
Types of decrease in bird species diversity in relation to altitude (theoretical models)

	TYPE DE DÉCROISSANCE		
	Monotone (1)	Linéaire incurvée (2)	Convexe (3)
Niveau régional	6	4	6
Niveau local	3	3	2
Total	9	7	8
(1) Monotone = "monotonically decreasing" (= A ₂ B ₀ , voir ci-dessous)			
(2) Linéaire / incurvée = "horizontal, then decreasing" (= A ₀ B ₀ et / ou A ₀ B ₁)			
(3) Convexe = "hump-shaped" (= A ₁ B ₀ et / ou A ₁ B ₁)			

'Horizontal' car RAHBERK porte la richesse en ordonnées puisqu'elle est fonction de la variable altitude, et abscisses. Nous avons adopté la démarche inverse, eu égard à la lisibilité de l'étagement : la partie initiale de la courbe est alors "verticale".

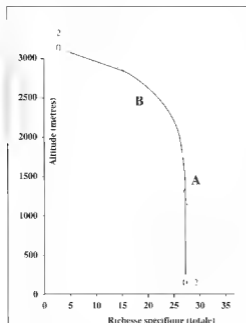


FIG. 6 - Modèle général "AB" (et variantes 1, 2) de l'évolution altitudinale de la richesse avifaunistique en montagne

General "AB" model (with variant 1, 2) of altitudinal variations in bird species diversity

base, type "horizontal" de RAHBEK, comportant deux parties, inférieure "A" et supérieure "B" (FIG. 6), chacune de ces deux parties peut *a priori* évoluer à la hausse ou à la baisse par rapport au profil général, d'où 3 modalités dans chaque cas, et 9 modalités au total: A_0B_0 , A_0B_1 et A_0B_2 ; A_1B_0 , A_1B_1 et A_1B_2 ; A_2B_0 , A_2B_1 et A_2B_2 . La modalité A_0B_0 n'est autre que le type observé pour la moyenne des versants suisses, le versant nord ressortit au type A_2B_2 et le versant sud au type A_1B_1 . L'étude des 8 situations paléarctiques ici disponibles illustre le propos (TAB. II).

L'indécision est donc aussi générale que note par RAHBEK. La répartition est diverse en ce qui concerne les types A (2, 4 et 4 cas pour A_0 , A_1 et A_2 respectivement), un peu plus simple pour les types B, où B_2 (6 cas) l'emporte (B_1 , un cas seulement; B_0 , 3 cas). Quatre des neuf types possibles ne sont pas (encore) représentés. À ce point, il paraît utile d'aborder les mécanismes possibles de cet appauvrissement altitudinal, dans l'espoir d'une coincidence explicative entre ceux là et celui-ci.

TAB. II - Exemples de décroissance de la richesse avienne spécifique (domaine paléarctique)

Examples of decrease in bird species diversity (within the Palearctic)

EXEMPLES DE DÉCROISSANCE DE LA RICHESSE AVIENNE SPÉCIFIQUE

- A_0B Suisse (versants confondus), SCHMID *et al.*, 1998 (*)
- Annapurna, THOU LAY, 1980 (*)
- A_0B non représenté
- A_1B_2 non représenté
- A_1B non représenté
- A_1B_1 Suisse (versant sud), SCHMID *et al.*, 1998 (*)
- A_1B_2 Pyrénées (versants sud et nord), AFFRE & AFFRE, 1980 (*)
- Maroc, BARREAU *et al.*, 1987 (*)
- Tarentaise (versants sud et ou nord) ce travail (*, **)
- A_2B_1 Maurienne (moyenne des versants),
- BROYER *et al.*, 1983 (*, **)
- A_2B_1 non représenté
- A_2B_2 Grisons, WARIMANN & FÜRER, 1977 (*)
- Alpes franco-suisse, BARRAL *et al.*, 1987 (*)
- Suisse (versant nord), SCHMID *et al.*, 1998 (*)

(*) Niveau régional (**) Niveau local



MÉCANISMES DE L'ÉVOLUTION ALTITUDINALE DE LA RICHESSE DE L'AVIFAUNE

Les dimensions de la niche écologique d'une espèce sont multiples, et il est rare qu'un seul facteur mésologique puisse expliquer la présence d'une espèce, à plus forte raison la composition d'une biocénose. L'altitude étant le signe le plus évident de la montagne, et la température en découlant directement, il est néanmoins logique d'aborder l'écologie alpestre par le facteur thermique, que ce soit en négligeant les autres, apparents ou plus discrets.

Une relation linéaire rigoureuse et générale existe entre dénivellation et température: la détente adiabatique de l'air entraîne en effet un refroidissement de 0,55 °C pour 100 mètres gravés vers le haut; au second ordre, à une cote donnée, un effet de versant est observé, pour lequel un écart de 1 à 2 °C est généralement admis entre faces nord (ubacs) et sud (adrets), soit un équivalent altitudinal de près de 400 mètres. À noter que cette linéarité causale entre altitude et température écarte d'emblée un rôle direct de celle-ci sur les biocénoses, même hétérothermes, dans la mesure où la composition de ces dernières, végétales ou animales, ne répond qu'exceptionnellement, pour ne pas dire jamais, de manière linéaire au paramètre altitude, comme vu ci-dessus (et confirmé ci-dessous).

Effets d'ordre thermique

Productivité végétale (biosynthèse et biomasses). Appliquant à la vie la loi cinétique de VAN'T HOFF démontrée pour les systèmes chimiques, les biologistes ont formulé la loi dite du Q_{10} , qui veut qu'un refroidissement de 10 °C s'accompagne d'une baisse de l'ordre de 3 de l'activité métabolique, en d'autres termes, la courbe représentative de la biomasse se présenterait comme une exponentielle décroissante des basses aux hautes cotes (forme "concave vers le haut"). À titre de modèle, une végétation présentant une biomasse de 300 tonnes à l'hectare à 500 mètres d'altitude, en posséderait encore 100 vers 2 300 mètres (ce qui est déjà douteux par excès) mais encore 33 à 4 100 mètres (ce qui est manifestement surestimé). Dans la plupart des cas, un continuum arboré feuillu / résineux est noté depuis la

plaine, mais il est suivi d'une nette discontinuité à l'interface des étages subalpin et alpin (lande subalpine vs cote comme écotone, avec éventuel effet de lisière): cette rupture était probablement moins nette avant l'intervention de l'homme, celui-ci ayant souvent orienté les boisements (Sapin vs Hêtre, par exemple, à l'étage montagnard) ou défriché la forêt par le haut pour étendre vers le bas les surfaces favorables au bétail transhumant.

La productivité végétale peut être également reliée à la "quantité de chaleur" (= produit température x durée) et/ou à la longueur de la période de déneigement ou de végétation conditionnant ainsi la phytomasse. En Vanoise, la durée de la saison végétative (période durant laquelle la température moyenne dépasse 5 °C) est égale à 5 mois à 2 100 mètres (limite supérieure de la forêt); la relation est rigoureusement linéaire, avec une pente égale à 6,2 jours / 100 mètres. Cependant, les observations de terrain des botanistes montrent plutôt un maximum de phytomasse (et de diversité) aux niveaux intermédiaires (étage montagnard de nos latitudes), le phénomène ayant été rapporté au maximum pluviométrique lui-même noté, pour raisons de bilan hydrique, aux mêmes niveaux.

En première instance causale, la dépendance thermique ne concerne directement que la productivité et les biomasses, mais l'examen des biocénoses, de la forêt équatoriale à la toundra, des zones humides à la steppe, montre que biomasse et nombre d'espèces, végétales et animales, sont en constante relation de quasi-proportionnalité: l'opulence (quantitative) induit (ou permet, en diminuant la compétition) le foisonnement (qualitatif). Par le biais des chaînes alimentaires évolutives en effet parallèles des disponibilités alimentaires, soit primaires (pour les "végétivores", p.ex. les Galliformes, sédentaires), soit secondaires (pour les insectivores, p.ex. les Sylvidés, migrants), ainsi que les sites de nidification, d'où le nombre des niches potentielles.

Ce rôle de la productivité a été mis en avant par divers auteurs, discutés par RAHBEK (1997: 892-894), mais il a été critiqué comme trop "mécaniste", par exemple par RUTENBERRY (1978): "*spatial heterogeneity or habitat patchiness may be more important than resource limitation and subsequent interspecific competition in determining bird community structure*". En effet,

l'ouverture de la végétation entre également en ligne de compte des peuplements très ouverts ou très fermés n'étant pas des plus favorables à la biodiversité (aspects visuels et mécaniques), il en est de même de la "monotonie", spécifique ou paysagère des peuplements ligneux (voir LEBRETTON *et al.*, 1987, LEBRETTON & CHOISY, 1991). Tout ceci renvoie plutôt à la notion de paysage, abordée à la suite. En effet, au delà de la biomasse primaire, le volume végétal disponible détermine la dimension architecturale de la niche écologique, pour la nidification (espèces arboricoles, cavernicoles, terrestres, etc.) comme pour la nourriture (propres niches des insectes, fongivores ou lignivores, par exemple).

Diversité végétale et paysage (paysage et niches spatiales). En ce qui concerne l'aspect "habitat", de nombreuses études convergent pour

relier au premier degré la richesse (avifaunistique) au nombre de strates de végétation (herbacee, buissonnante, arbustive, arborée). Des 1969, RECHER (*in* PIANKA, 1988 : 341) signale une relation de proportionnalité linéaire entre la diversité spécifique avienne et la diversité verticale du feuillage (données d'Amérique du Nord et d'Australie). De même pour TOURNIER & LEBRETTON (1979) entre le nombre de strates de végétation (d'herbacee à arborée) et le logarithme du nombre d'espèces aviennes nicheuses (travail conduit en Savoie, de la plaine aux forêts d'altitude), l'épaisseur des strates obéissant elle-même à une progression géométrique de raison 4. Il en résulte que les deux informations que sont volume végétal et richesse avienne sont en relation de proportionnalité. OZENDA & BOREL (2003 : 56-58) ont récemment commenté le problème des relations richesse floristique - altitude, la courbe

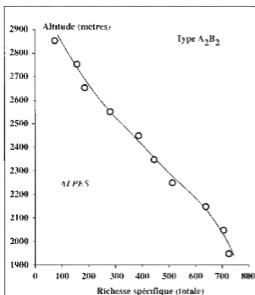


FIG. 7 – Évolution altitudinale de la richesse botanique (spécifique) dans les Alpes (calculé d'après OZENDA & BOREL, 2003). Entre 2150 et 2650 m (partie linéaire) le gradient de décroissance est de 90 espèces / 100 mètres. *Altitudinal variations in plant species diversity in the Alps (from OZENDA & BOREL, 2003). From 2150 to 2650 m (linear section), the gradient is 90 species per 100 m.*

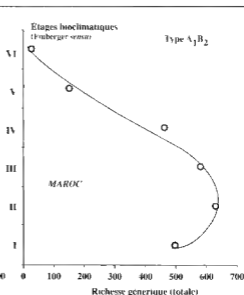


FIG. 8 – Évolution altitudinale de la richesse botanique (générique) au Maroc (calculé d'après EMBERGER 1971-1988).

Évolution altitudinale de la richesse botanique (générique) au Maroc (calculé d'après EMBERGER, 1971-1988).

TAB. III Relations (linéaires) entre richesse avienne spécifique et recouvrement végétal (Vanoise, Alpes, France)

Linear relationship between bird species diversity and plant cover (Vanoise, Alps, France)

	TAUX DE RECOUVREMENT DE LA STRATE			
	Arborée +	Arbustive +	Buissonnante +	Herbacée = Végétation
Richesse	+ 0.868	+ 0.934	+ 0.923	+ 0.931
log Richesse	+ 0.909	+ 0.953	+ 0.954	+ 0.974

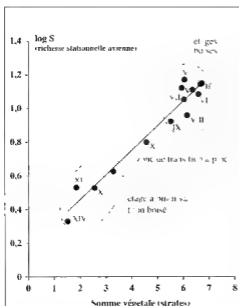


FIG. 9 Relation linéaire ($r = +0.974$, $p < 0.001$) entre le logarithme de la richesse spécifique et la somme des recouvrements des 4 strates de végétation (strates arborée à herbacée) en Vanoise. On distingue la césure entre niveaux boisés (I à X, jusqu'à 2100 m) et herbacés (XI à XIV). La relation est améliorée ($r = +0.985$) en prenant également en compte le facteur "habitations humaines".

Linear regression ($r = +0.974$, $p < 0.001$) between log of bird species diversity and the sum of plant covers in each of the four strata (from tree to grass, in the Vanoise). The transition from wooded (I to X up to 2100m, to treeless (XI to XIV) zones is notable. The relationship is improved ($r = +0.985$) when the "human habitat" variable is added.

de la richesse alpestre obtenue à partir de leurs résultats (Fig. 7) est de type A_2B_2 de profil tout à fait comparable à celui, noté ci-dessus pour les oiseaux à partir des résultats de BARRIAU *et al.* (1987) (cf. Fig. 3), de même la courbe de richesse générique végétale (Fig. 8) tracée à partir des données du Maroc de LAMBERT (1971), de type A_1B_2 , res-semble-t-elle étonnamment à celle également tracée par BARRIAU *et al.* (*loc. cit.*) pour les oiseaux du même pays.

À partir de nos relevés de Tarentaise, en Vanoise (à parité), la prise en compte des divers facteurs de milieu, notamment végétaux, indique que, considérés isolément ou combinés entre eux par niveaux successifs, la meilleure corrélation est celle existant entre les deux informations biologiques que sont la richesse avienne stationnelle et la somme des recouvrements des 4 strates arborée, arbustive, buissonnante et herbacée, la relation est améliorée en prenant en compte le logarithme de la richesse⁷ (Tab. III).

En application de la relation linéaire observée (Fig. 9), la comparaison peut être faite, niveau par niveau, entre les richesses observées et calculées selon l'équation $\log S = 0,149 \times \text{Végét.} + 0,158$ ($r = +0.974$, $d.f. = 12$, $p < 0.001$) (Tab. IV, colonnes 1 et 2). Le profil altitudinal obtenu pour la richesse spécifique stationnelle moyenne est de type A_1B_2 (Fig. 10a), il en est de même pour

⁷ En reprenant les résultats de BLOCH (1979: 25), on trouve confirmation du fait en Méditerranée. L'auteur avance une relation linéaire satisfaisante entre le nombre d'espèces aviennes et celui des strates de végétation ($r = +0.83$, $p < 0.001$, et non $+0.77$ comme indiqué) mais celle-ci est amoindrie surtout aux faibles valeurs en prenant en compte le logarithme de la richesse avienne ($r = +0.853$). Notre approche de la diversité végétale peut donc être préférée à d'autres, plus ou moins sophistiquées mais dont l'efficacité n'est pas pour autant supérieure.

TAB.ÉAU IV Correspondance entre richesses calculées et observées, exprimées par niveaux successifs de 150 m (14 niveaux) (Vanoise Alpes, France) *Calculated and recorded variations in bird diversity in relation to altitude on the northern slopes of the Swiss Alps (under an "areal area" hypothesis)*

	Valeur calculée "Végétation"	Valeur observée (écart-type)	Valeur calculée "Végét. + Habit."	Diversité informatique
Niveau I	11,1	13,6 (2,8)	11,8	5,07
Niveau II	14,5 Maxi.	14,6 (2,8)	14,1	5,35
Niveau III	14,3	14,4 (2,4)	14,6	5,40
Niveau IV	11,5	15,2 (3,4) Maxi	15,0 Maxi.	5,32
Niveau V	12,8	13,2 (3,4)	12,2	5,43
Niveau VI	13,9	12,4 (4,0)	13,7	5,29
Niveau VII	11,4	11,6 (3,3)	11,4	5,13
Niveau VIII	11,9	9,3 (3,7)	11,4	5,01
Niveau IX	9,6	8,5 (3,7)	8,4	4,85
Niveau X	6,9	6,4 (3,3)	6,2	4,72
Niveau XI	4,4	4,3 (3,0)	4,3	4,14
Niveau XII	3,4	3,4 (1,6)	3,4	3,55
Niveau XIII	2,7	3,4 (1,0)	2,8	2,95
Niveau XIV	2,4 mini.	2,1 (0,8) mini	2,6 mini.	2,88
	(D.W. = 2,29 F = 176,7)		(D.W. = 2,79 F = 223,3)	

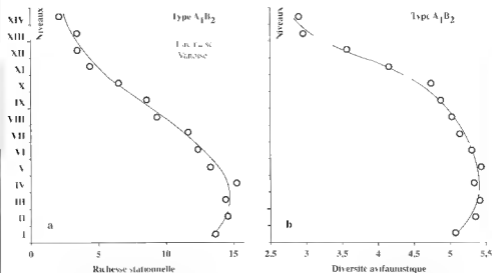


FIG. 10a, b Évolution altitudinale de la richesse avifaunistique en Vanoise (tranchée de Tarentaise - ce travail - richesse locale) A gauche - richesse stationnelle moyenne, à droite diversité avifaunistique calculée selon SHANNON & WEAVER

Altitudinal variations in bird diversity in the Vanoise (Tarentaise transect - present work - local diversity) Left - average point diversity, right diversity calculated using SHANNON & WEAVER index

chacune des orientations d'adret ou d'aval considérées séparément (par ranches de 300 m), ou si l'on exprime la diversité avifaunistique en utilisant la formule dite informatique de SHANNON et WEAVER (TAB. IV, colonne 4, et FIG. 10b)³⁾ Par contre, si l'échelle altimétrique est convertie en échelle thermique (par tranche de 1 °C), le profil est de type A₂B₂.

Si l'adequation générale est satisfaisante (le minimum du niveau I apparaît bien dans la régression, lie à la faiblesse des deux strates arborée et arbutive), certains écarts observés aux niveaux des maximums (niveaux II à IV) amènent à considérer d'autres facteurs de milieu, comme le paramètre "Habitations", on peut en effet soupçonner celui-ci de pouvoir compenser le déficit de richesse calculée au niveau IV, puisqu'il y connaît lui-même un maximum significatif (indice = 0,71, le double des sept niveaux qui l'encadrent 0,35 ± 0,05). La prise en compte de ce paramètre anthropique améliore effectivement la modélisation (cf. Rougequeue noir, espèce rupicole anthropophile secondaire). On calcule de même les richesses par niveaux, en application de la nouvelle équation $\log S = 0,125 \sqrt{\text{Végét}} + 0,31 \cdot \text{Habit} + 0,19 \cdot \text{tr} + 0,985$, d.d.f. = 12, $p < 0,001$, les correspondances sont nettement améliorées pour la plupart des niveaux (cf. TAB. IV, colonnes 2 et 3).

On doit donc prendre en compte la présence et l'impact de l'homme sur la richesse avienne. Dans les montagnes européennes, ce rôle a été certainement positif en adret, le bocage et les cultures d'une part (espèces commensales), les habi-

tations d'autre part (espèces anthropophiles) étant favorables à nombre d'oiseaux (bruants moineaux, hirondelles, etc.), sinon vraiment à certains effectifs (démigage, piégeage, surchasse), ni à certains milieux (assèchements de zones humides, restriction de l'élément arboré). Quoiqu'il en soit, les richesses aussi bien observées que modélisées confirment l'existence d'un discontinuum correspondant essentiellement à la rupture des boisements, à la limite des étages subalpin et alpin, avec un profil A₁B₂ dans le cas présent de la Vanoise. Par ailleurs, le profil A₁B₂ ~~descendant~~ constaté au Maroc pour la flore comme pour l'avifaune (cf. *supra*) doit certainement beaucoup, non seulement à l'aridité des zones de piémonts, mais aussi à l'action séculairement destructrice de l'homme (et de ses troupeaux) dans un tel contexte géo-sociologique.

Effets métaboliques (loi des surfaces corporelles). Plus généralement les êtres vivants ont deux manières de réagir au refroidissement, préjudiciable à leur activité métabolique, se plier à la contrainte, comme précédemment, c'est l'hétérothermie des plantes et des invertébrés, la délier, c'est l'homéothermie des mammifères et des oiseaux. Chez les homéothermes, une dépense énergétique est obligatoire (elle aussi liée au métabolisme), sous trois formes plus ou moins exclusives: le "sauf dans la fuite" (transhumance et migration, voire hibernation), l'isolation par investissement "pume / poil" (plus ou moins temporaire mais), la dépense de maintenance (récupération

TAB. V Relations entre taille et systématique avienne (Vanoise, Alpes, France)

Relationship between size and systematic group in birds (Vanoise Alps, France)

CLASSE DE TAILLE	NON-PASSEREAUX	PASSEREAUX	TOTAL
1 (< 15 g)	0 (0 %)	27 (100 %)	27
2 (16-25 g)	1 (4 %)	26 (96 %)	27
3 (26-80 g)	7 (29 %)	17 (71 %)	24
4 (81-250 g)	11 (55 %)	9 (45 %)	20
		dont 5 Corvidés	
5 (251-750 g)	9 (82 %)	2 (18 %)	11)
		dont 2 Corvidés) 23
6 (> 750 g)	11 (92 %)	1 (8 %)	12)
		dont 1 Corvidé	
Total	39 (32 %)	82 (68 %)	121 (100 %)

³⁾ Cet indice est d'autant plus élevé que la probabilité de rencontrer une nouvelle espèce à chaque relevé est elle-même forte: une avifaune réduite à une espèce présente un indice nul.

thermique de l'énergie dégradée lors du métabolisme respiratoire). Dans ce dernier cas, s'applique la loi des surfaces corporelles, elle aussi bien connue des physiologistes. Dans cette optique, l'animal est considéré à la fois comme chaudière (dont la puissance est proportionnelle à la biomasse, donc au cube de la taille) et comme radiateur (dont la dépense est proportionnelle à la surface, donc au carré de la taille).

Grossir est donc un moyen efficace de lutter contre les déperditions thermiques, proportionnelles à la puissance 2/3 de la biomasse individuelle (= biomasse consommante), qui devrait donc augmenter avec l'altitude, mais de manière progressivement décroissante. En milieu alpestre, biomasse et sénescence avienne croissent en effet simultanément de la plaine aux cimes (LEBRETON *et al.*, 2000 : 288). À noter que la même loi des surfaces corporelles peut être invoquée pour la transpiration et le bilan hydrique d'où, probablement, l'homologation bio-écologique constatée entre steppes "sèches", en plaine (cf. Maroc), et steppes "froides" - ou étage arctico-alpin - en altitude. Plus que l'altitude, la taille est donc bien un déterminant essentiel de l'organisation de l'avifaune alpestre, ce qui renvoie à la systématique, ces deux paramètres étant ici dépendants (LAS V) (voir aussi GREENWOOD *et al.*, 1996).

On constate une maturité de Passereaux pour les trois premières classes de taille, l'inverse au-delà : la plupart des gros oiseaux sont des Non-Passereaux. À l'étage alpin-nival, les Rapaces présents sont parmi les plus lourds (Aigle royal, Grand-Duc, Faucon pèlerin, le Gypaète barbu accentuerait le phénomène), en outre, une famille de gros Passereaux, celle des Corvidés, vient en renfort, avec deux espèces parmi les plus grosses (Grand Corbeau, Crève à bec rouge) des haut qu'elle comporte. D'ailleurs, la fréquence des Corvidés en Vanoise double en moyenne tous les 250 mètres, du sous-étage collinéen au sous-étage nival (LEBRETON *et al.*, 2000 : 275).

Ce phénomène de "grossissement altitudinal" étant noté à divers niveaux taxonomiques, on peut y voir une variante (interspécifique) de la loi latitudinale et intraspécifique de BERGMANN. Par ailleurs, le parallélisme observé entre les refroidissements altitudinaux et latitudinaux d'une part, et la diminution des richesses (et biomasses tota-

les) homologues d'autre part, est bien connu sous le nom de règle de RAPAPORT (dans le contexte, voir aussi STEVENS, 1992), en l'occurrence, les compositions quali-quantitatives respectives de la toundra japonaise et de l'étage alpin nival des Alpes s'inscrivent bien dans cette problématique. L'ennui est que, si justifiée soit-elle dans les faits, cette homologation reste peu féconde, la diminution latitudinale de la biodiversité n'étant pas mieux expliquée que celle observée en altitude.

En fin de compte, le milieu de haute montagne imposant ses contraintes thermiques, directement (impératifs physiologiques) ou indirectement (physionomie de la végétation et ressources trophiques), seules peuvent s'y exprimer avec succès les espèces aviennes - en nombre relativement limité - capables de répondre à la double clé énoncée. À l'inverse, la plus longue liste des oiseaux arboricoles, de toutes tailles, offre une plus large palette, qualitative et quantitative. De plus, la formulation logarithmique des biomasses (classes de taille ou biomasse consommante) ne doit pas faire illusion : les grosses espèces sont moins nombreuses que les petites. Ainsi pourrait s'expliquer tout simplement le déficit spécifique constaté aux plus hauts niveaux : *"la plus belle avifaune du monde ne peut donner que ce qu'elle a"*.

Quoi qu'il en soit de ces explications strictement thermo-métaboliques, elles restent simplistes, car monospécifiques. En fait, la courbe représentative de la richesse avifaunistique est l'enveloppe des diverses courbes spécifiques, les espèces prenant le relais de bas en haut, comme pour les plantes (resineux succédant aux feuillus dans les étages boisés, voir OZENDA, 1994). On peut sans doute expliquer ainsi la relative constance de la richesse à travers les étages boisés, des espèces vicariantes (par exemple Pic noir surmontant le Pic vert, Mésange noire surmontant la Mésange charbonnière) apparaissant lorsque déclinent des espèces plus thermophiles. Mais on notera qu'aucune des courbes expérimentales ne présente la concavité "vers le haut" qu'implique une exponentielle décroissante.

Effets d'ordre géographique

Effets d'insularité (les montagnes sont-elles des îles ?). Plus rarement évoqué en ornithologie (STEVENS, 1992), le caractère éventuellement

insulaire des massifs montagneux a fait depuis longtemps l'objet d'âpres discussions chez les phytogéographes, notamment dans le secteur méditerranéen qui se prête particulièrement bien au propos. Deux auteurs français se sont longtemps affrontés à ce sujet : pour Louis EMMEGER (1971), les montagnes sont à considérer comme des variantes froides du biome au sein duquel elles s'insèrent, soumises qu'elles sont aux mêmes rythmes bioclimatiques ; en revanche, pour Henri GASSIN (1955), les sommets du Globe constituent un authentique biome d'altitude : ce qui prouve le facteur thermique commun à "l'archipel de massifs" ainsi constitué au sein d'un "océan planétaire".

Or la restriction spécifique est un phénomène régulièrement constaté dans les îles, chez les plantes comme chez les animaux. Ainsi la Corse, avec 2179 espèces de phanogames, accuse un déficit de 25 % par rapport aux 2900 espèces reconnues à la zone méditerranéenne française, en particulier, chez les conifères, la comparaison des 8 terres et îles de Méditerranée occidentale montre un déficit de 32 % (6,5 contre 9,5 espèces, la différence est significative; LEBRETON & MURACCHIOLO, 1999). Chez les Oiseaux, la Provence et la Corse, de surfaces, de climats et de milieux très comparables, comptent respectivement 174 et 138 espèces d'oiseaux nicheurs (BLONDEL & FROCHOT, 1976). Les 6 grandes îles de Méditerranée (de la Sicile aux Baéares) ne comptent en moyenne que 106 espèces nicheuses, contre 200 pour les 6 terres homologues, les biomasses avifaunistiques y valent en moyenne 396 et 538 grammes respectivement (la différence est significative, LEBRETON & LUDAN, 1980).

Dans le cadre de la théorie de l'équilibre dynamique entre les processus de colonisation et d'extinction spécifiques, formulée dès 1967 par MARTIN & WILSON pour expliquer les peuplements insulaires (voir BLONDEL, 1979 et 1986), il existe certes des points communs entre les deux syndromes d'insularité et d'altitude : dans les deux cas, les espèces avicennes sont moins nombreuses et plus sédentaires. Mais les constats faits en montagne vont à l'encontre de deux autres traits insulaires, la diminution de la taille moyenne et l'élargissement des niches éco-géographiques, ainsi, dans les Alpes, c'est à l'étage alpin nival que les oiseaux présentent - et de loin - la plus forte biomasse moyenne et la plus faible amplitude écologique (exemple du Lagopède alpin).

Effets de surface (les montagnes sont-elles des cônes?). - Le nombre d'espèces rencontrées lors d'un inventaire croît évidemment avec la surface inventoriée (par simple effet de probabilité de rencontre, puis par apparition de nouveaux milieux), bien que moins rapidement que celle-ci, et la comparaison rigoureuse de deux peuplements doit se faire à surfaces égales (notion de richesse aréale et loi des surfaces énoncée par GLEASON dès 1922), d'où la distinction méthodologique faite par RAUHLIC entre inventaires dits locaux et régionaux. Symétriquement, il en est d'ailleurs de même dans le temps, les inventaires exhaustifs décelant les espèces peu "apparentes", peu fréquentes et/ou à grand territoire, qui échappent le plus souvent aux inventaires conduits en temps limité (Rapaces, Galliformes). Chez les végétaux (voir par exemple OZUNDA, 1994 : 33-35) comme pour les animaux (voir

TABL. VI Variations, calculées et observées, de la richesse avienne en fonction de la latitude sur le versant nord des Alpes suisses (hypothèse d'une "loi des surfaces aréales"). *Calculated and recorded variations in bird diversity in relation to altitude on the northern slopes of the Swiss Alps (under an "areal area law" hypothesis)*

ÉTAGE DE VÉGÉTATION	RICHESSSE OBSERVÉE	RICHESSSE CALCULÉE
1/ Alpin (2000-2400 m)	9,8 ($\pm 2,0$)	9,8
2/ Subalpin (1400-2000 m)	26,6 ($\pm 6,8$)	27,6
3/ Montagnard (800-1400 m)	38,0 ($\pm 1,8$)	35,9
4/ Collinéen (200-800 m)	40,8 ($\pm 1,0$)	41,4

par exemple BONDÉ (1979: 16-20), des relations de type semi logarithmique ont été avancées, de forme $S = a \log A + b$ (S = richesse spécifique, A = surface, a et b = constantes dépendant du milieu et des espèces). Il existe aussi une formulation \log / \log tirée de la théorie des équilibres insulaires, dite loi de DARWINTON, mais les situations de terrain laissent rarement trancher nettement entre l'une ou l'autre.

Les montagnes sont plus souvent des massifs que des pics (les premiers n'excluant pas les seconds), nonobstant, si l'on assimile une montagne à un cône, il est évident que l'étage alpin y est de moindre surface que l'étage collinaire. En modélisant sur un cône régulier, projeté à plat, les cercles (alpin) et couronnes (subalpin, montagnard, collinéenne) sont dans des rapports de surface 1, 3, 5, 7. Si nous considérons le cas des Alpes

suisses, versants nord, les valeurs expérimentales permettent de calculer dans un premier temps les paramètres particuliers a et b , puis de comparer les richesses observées et calculées par l'équation $S = 37.4 (+/- 2.6) * \log A + 9.8 (+/- 2.0)$. L'accord est tout à fait satisfaisant (TAYLOR 1961). La courbe logarithmique de richesse obtenue répond évidemment au modèle "monotonically decreasing", ou variante A_2B_1 du modèle général, sans présenter toutefois de cassure intermédiaire comme dans la plupart des situations de terrain.

CONCLUSION

En conclusion de ce tour d'horizon des hypothèses explicatives de la diminution altitudinale de la richesse spécifique, si la plupart des mécanismes

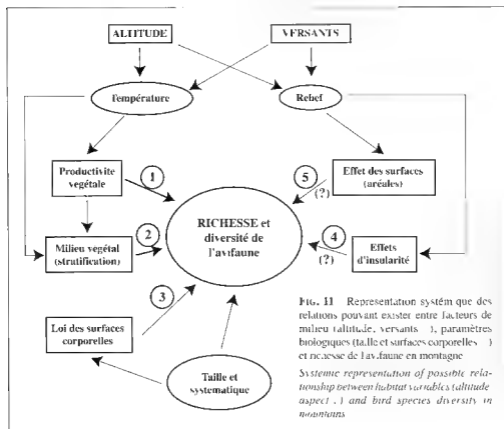


FIG. 11. Représentation systémique des relations pouvant exister entre facteurs de milieu (altitude, versants), paramètres biologiques (taille et surfaces corporelles) et richesse de l'avifaune en montagne.

Systemic representation of possible relationships between habitat variables (altitude aspect) and bird species diversity in mountains.

avances peuvent *a priori* justifier le phénomène (Fig. 11), les profils attendus diffèrent selon le cas (régulier ou segmente, concave ou convexe, "bossu" ...), en revanche, ils paraissent peu dépendants du mode de collecte (régionale ou locale, RAHBERG *versus* des données ornithologiques comme du traitement de celles-ci (richesse totale ou stationnelle, diversité informationnelle). La modélisation des résultats obtenus en Vanoise semble privilégier la stratification (= structure verticale) végétale, modulée par les influences humaines, dont les habitations peuvent constituer un substitut du substrat minéral naturel.

Pour autant, aucun mécanisme ne paraît exclusif des autres, et si la température est forcément en cause, il semble douteux que ce soit de manière seulement directe (= métabolique) ou indirecte (via la végétation, quantitativement ou qualitativement). On peut néanmoins discréditer certaines hypothèses, la biomasse individuelle moyenne des oiseaux, essentielle d'un point de vue éco-physiologique, s'inscrivant ainsi en faux contre la théorie des montagnes considérées comme des îles. À cette pluralité des causes possibles correspond d'ailleurs une grande diversité de terrain, même si certains profils d'etagement de la richesse spécifique paraissent moins fréquents que d'autres en l'état actuel de nos connaissances.

Un autre constat est celui de la non-linéarité du phénomène en fonction de l'altitude, alors même qu'au premier degré la température répond linéairement à ce paramètre : des étages de végétation se succèdent de manière plus graduelle que graduelle, auxquels l'avifaune répond à son tour de manière assez tranchée dans sa composition qualitative et quantitative. Plus que de chercher un modèle unique et continu de la rarefaction biologique en altitude, il semble donc opportun de sectionner l'écosystème montagne en (au moins) deux sous-ensembles, boisé et non boisé (= alpin-nival), présentant chacun une logique et un déterminisme propres, résultant dans les deux cas de l'adéquation entre traits biologiques des espèces et paramètres du milieu, thermique et végétal.

Il apparaît en effet que les paramètres qualitatifs d'internes (= traits biologiques, au premier chef la taille corporelle) sont aussi importants que les paramètres externes (= structure mésologique, végétale et/ou minérale), les pre-

miers adaptés aux seconds, de manière relativement découplée de l'altitude. Par un syndrome très général (voir LIBRITON *et al.*, 2000 : 287-295 et compléments à paraître), les grosses espèces sont en effet moins insectivores et baccivores que les petites (c'est à dire qu'elles présentent un régime alimentaire moins soumis au calendrier annuel), du coup, elles peuvent être plus sédentaires, d'autant que leur équilibre thermo-énergétique est mieux assuré, même en altitude. Pour nicher, les mêmes espèces adoptent des situations plus minérales (au sol, ou dans les falaises) que les autres, plus arboricoles ; les premières - en nombre relativement limité dans l'offre systématique - sont ainsi mieux pré-adaptées aux plus hauts niveaux que les secondes, tout particulièrement dans l'étage alpin nival.

BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE (G.) & AFFRE (L.) 1980 - Distribution altitudinale des oiseaux dans l'Est des Pyrénées françaises. *L'Oiseau et R.F.O.*, 50 : 1-22.
- BAKRI AL (D.), BERGHER (P.) & LAFNEL (L.) 1987 - L'avifaune de l'Oukaimeden, 2200-3600 m. Haut Atlas, Maroc. *L'Oiseau et R.F.O.*, 57 : 307-367.
- BLONDEL (J.) 1979 - *Biogéographie et écologie*. Masson Éd., 173 p.
- BLONDEL (J.) 1986 - *Biogéographie évolutive*. Masson Éd., 221 p.
- BLONDI (J.) & TROCHON (B.) 1976 - Caractères généraux de l'avifaune corse, effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. Soc. Hist. nat. Corse*, n° 619-620 : 163-174.
- BROYER (J.), LIBRITON (Ph.) & FOURNIER (H.) 1983 - Étude de l'avifaune du Parc national de la Vanoise IX. Les enseignements d'un transect ornithologique en Maïennine. *Trav. Soc. Parc national Vanoise*, 13 : 183-210.
- FIMBREGG (L.) 1971 - Considerations sur les genres de la flore marxiane. *Trav. Bot. Ecolog.*, Vol. jub. I, 183-190. Masson Éd.
- GALSSLEN (H.) 1955 - *Montagnes. La vie aux hautes altitudes*. Horizons France éd., 207 p.
- GREENWOOD (J. J. D.), GREGORY (R. D.), HARRIS (S.), MORRIS (P. A.) & YALDEN (D. W.) 1996 - Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 351 : 265-278.
- KARR (J. R.) & ROTH (R. R.) 1971 - Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Am. Nat.*, 105, n° 945 : 423-435.

- LEBRETON (Ph.) & BROYER (J.) 198 – Contribution à l'étude des relations avifaune-altitude I Au niveau de la région Rhône-Alpes. *L'Orseau et RFO*, 51 : 265-285 • LEBRETON (Ph.), BROYER (J.) & PONT (B.) 1987 – L'avifaune des boisements résineux du Haut Beaujolais. Relations structurales végétation-Avifaune. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, suppl. 4 : 71-81 • LEBRETON (Ph.) & CHIBRY (J.-P.) 1991 – Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions *Quercus / Pinus* en milieu sub-méditerranéen. *Bull. Ecol.*, 22 : 3 : 270 • LEBRETON (Ph.), LEBRETON (Ph.), MARTINOT (J.-P.), Miquet (A.) & TOURNIER (H.) 2000 – Approche écologique de l'avifaune de Vanost. *Travaux du Parc national Vanost*, 21 : 5 : 304 • LEBRETON (Ph.) & LIDAN (J.-P.) 1980 – Remarques d'ordre biogéographique et écologique sur l'avifaune méditerranéenne. *Vie & Milieu*, 30 : 195-203 • LEBRETON (Ph.) & MURACCHIE (M.) 1999 – Contribution chimio-taxonomique à l'étude de l'endémisme des conifères de Corse. *Bull. Soc. Hist. nat. Corse*, n° 686 : 687-165-196
- OZENDA (P.) 1994 – *Vegetation du continent européen*. De Boeckhaux & Nestlé éd., 271 p. • OZENDA (P.) & BUREL (J.-L.) 2003 – The Alpine Vegetation of the Alps. *Ecolog. Studies*, 167 : 34 : 53-64
- PLANK (F. R.) 1988 – *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, Publisher N.Y., 468 p.
- RAHBEK (C.) 1995 – The elevational gradient of species richness : a uniform pattern. *Ecography*, 18 : 200-205 • RAHBEK (C.) 1997 – The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical forests. *Am. Nat.*, 149 : 875-907 • RAHBEK (C.) & FROCHOT (B.) 1998 – Gradient d'altitude de la richesse spécifique des oiseaux : utilisation de données partielles du Nouvel Atlas des Oiseaux nicheurs de la région Rhône-Alpes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 123 : 361-372 • RECHER (H. F.) 1969 – Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Am. Nat.*, 103 : 75-80 • ROTENBERG (J. T.), 1978 – Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology*, 59 : 693-699
- SCHIFFERLI (A.), GEROLD (P.) & WINKLER (R.) 1980 – *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Station ornithologique suisse, Sempach, 462 p.
- SCHIMM (H.), LUDER (R.), NAFF-DAENZER (B.), GIRAL (R.) & ZHIND (N.) 1998 – *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Station ornithologique suisse, Sempach, 574 p.
- STEVENS (G. C.) 1992 – The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.*, 140 : 893-911
- THOUILLAY (J. J.) 1980 – L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, 34 : 199-269
- WARTMANN (B.) & JÜRRE (R.-K.) 1977 & 1978 – Zur Struktur der Avifauna eines Alpenraumes entlang des Höhengradienten. *Ornith. Beob.*, 1 : Veränderungen zur Brutzeit, 74 : 137-160 II Ökologische Grundlagen, 75 : 1-9

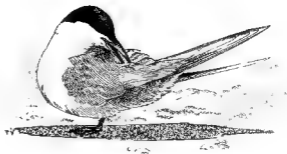


BIOLOGIE DE REPRODUCTION DE LA STERNE PIERREGARIN *Sterna hirundo* SUR L'ÎLE DE BÉNIQUET, FINISTÈRE

Pierre YESOU¹, Fabrice BERNARD², Jacques MARQUIS³ & Jacques NISSER²

Breeding biology of Common Tern *Sterna hirundo* on Béniguet Island, Atlantic coast of France. A sea side breeding colony of Common Tern *Sterna hirundo* from western France was studied from 1992 to 2004. It held up to c. 110 pairs, with marked between-year variations. Breeding took place in two main habitats: shingle with sparse vegetation (c. 24%, $n = 731$ clutches) and dune partly covered with *Carex arenaria* (c. 72%). In the latter, sparse plants (mostly *Cynoglossum officinale* and *Matricaria maritima*, also *Pteridium aquilinum*) provided shelters for the chicks.

Egg laying started between mid May and early June depending on years (mean date for first laying 24 May \pm 6 days, $n = 11$ years); most clutches were laid within 2-3 weeks, with occasional replacement clutches laid until early August. There were on average 2.53 eggs per nest ($n = 333$ nests over 9 years), increasing up to 2.70 eggs per nest ($n = 206$) in years when predation levels were low. Out of 646 clutches of known fate, c. 75% hatched and from 19% to 23% were lost to gull predation. On average 0.46 young were fledged per breeding pair over the 10 years when the colony was under strict protection from human disturbances, with marked yearly variations which are mostly attributed to weather conditions: predation rates strongly increased under bad weather, when the adults spent more time away from the colony and hungry chicks became more mobile and noisy. Overall poor diet (often less than one small fish per chick per hour) can



also explain the relatively low breeding success. Although one of the largest gull colony in France (decreasing from 10,000 pairs in 1992 to 4,500 pairs in 2004, mostly Herring *Larus argentatus* and Lesser Black-backed *Larus fuscus* Gulls) has been present on this same small island this tern colony has held for about 50 years at Béniguet, illustrating that terns and gulls can coexist on the same small island. Since human disturbances markedly facilitate gull predation, conservation measures have been set up, aiming at increasing public awareness, and efficient wardening has helped improving the terns' breeding success.

Mots clés Sterne pierregarin, Biologie de reproduction, Productivité, Bretagne (France)

Key words Common Tern, Breeding biology, Productivity, Brittany (France)

ONCFS, 53 rue Russeil, F-44000 Nantes (p.yesou@oncfs.gouv.fr)

¹ ONCFS, rue du Général-de Gaulle, F-56550 Belz

² ONCFS, 8 rue de la Liberté, F-85460 La Faute-sur-Mer

INTRODUCTION

La Sterne pierregarin *Sterna hirundo* se reproduit en France avec des effectifs relativement stables, aux alentours de 4600 à 5000 couples depuis les années 1980 (SIBILLI, 2004). Avec une distribution localisée, cette sterne est sensible aux modifications de ses habitats de reproduction, à la prédation et aux dérangements. Pour toutes ces raisons, ses colonies sont l'objet de nombreuses actions de conservation (GAYNE & LE NEVE, 2002; SIBILLI, 2004), et leur dénombrement nécessite la prise de précautions qui facilite une connaissance préalable de la chronologie de reproduction (MONNAT & CADIOU, 2004). Afin de déterminer l'efficacité des actions de conservation, il convient de compléter le suivi des effectifs nicheurs par un suivi biologique renseignant sur le déroulement de la reproduction. Le présent article s'inscrit dans cette logique : consacre aux résultats de 13 années de suivi de la biologie de reproduction de l'espèce sur une île de Bretagne, il tend à valider les mesures de conservation mises en œuvre sur le site d'étude et souligne l'influence potentielle de la chronologie de la reproduction sur la précision des dénombrements.

Aucune étude de cette ampleur n'a été publiée antérieurement sur la biologie de la Sterne pierregarin sur la façade atlantique française, ni ailleurs en France. Les synthèses et dénombrements coordonnées au début des années 1980 (MUSSET, 1981 et 1983; FRAPEC, 1987) avaient créé une émulation à l'origine de nombreuses études ponctuelles, mais seul BRUGÈRE (1998) a publié, pour les vils de Loire et d'Alger, les résultats d'une étude détaillée conduite sur le long terme ; mais cette publication n'envisageait pas tous les paramètres étudiés ici.

SITE D'ÉTUDE

Située à la pointe de la Bretagne, à environ 5 km au large du port du Conquet, l'île de Béniguet (48°21' N, 04°51' W) fait partie de l'archipel de Molène (voir Fig. 1 in YÉSOÛ *et al.*, 2001). Elle fait partie de la Réserve de la Biosphère d'Iroise. Longue de 2,3 km pour une superficie d'environ 60 ha, elle est majoritairement couverte de dunes. La végétation, typique des îlots atlantiques,

comprend des pelouses dunaires et une belle série d'associations végétales des hautes de mer, des hauts de grèves et des cordons de galets (BÉNIGUET *et al.*, 1989; GORRILLON *et al.*, 2003). La reproduction de 34 espèces d'oiseaux y a été constatée (YÉSOÛ *et al.*, 1999). Concernant les oiseaux marins, Béniguet abrite une des plus grandes colonies françaises de goélands : culminant à près de 10000 couples en 1992, cette colonie a ensuite vu ses effectifs s'éroder mais comptait encore 4500 couples en 2004 (environ 3700 couples de Goélands bruns *Larus fuscus graellsii*, 630 couples de Goélands argentés *L. argentatus*, et 131 couples de Goélands marins *L. marinus* YÉSOÛ, 2004). C'est également le principal site de nidification de sternes en Iroise. Sternes naines *S. albobrunnea* (1040 couples selon les années YÉSOÛ *et al.*, 2002) et Sternes pierregarins (jusqu'à une centaine de couples), auxquelles se mêlent parfois d'autres espèces dont la Sterne arctique *S. paradisaea* (YÉSOÛ & NISSER, 1994). Les mammifères vivant sur l'île, Soies *Mus musculus*, Musaraigne insulaire *Cracidura suaveolens luxantisi* (PASCAL *et al.*, 1994) et Lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* (LEBRY *et al.*, 2004), ne sont pas susceptibles d'exercer une prédation sur les sternes.

L'île de Béniguet est une Réserve de chasse et de faune sauvage gérée depuis 1992 à la manière d'une Réserve naturelle par son propriétaire, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). L'accès à la partie terrestre de l'île est globalement interdit au public dans le cadre d'un arrêté préfectoral. L'accès est en revanche libre sur les grèves qui bordent l'île, et la nichent la plupart des sternes.

MÉTHODES

Cette étude a été menée conjointement à celle portant sur la biologie de reproduction de la Sterne naine (YÉSOÛ *et al.*, 2002), et les méthodes ont été identiques.

Suite à des observations éphémères en 1992, un suivi ornithologique a été mis en œuvre en 1993 sur la réserve de Béniguet, incluant initialement un protocole léger pour les sternes : observations à périodicité au moins hebdomadaire, permettant de recenser les couples et d'évaluer leur productivité (nombre de jeunes à l'envol). Des dérangements

humains répétés ayant conduit au quasi échec de la reproduction, un protocole plus élaboré de surveillance et de suivi a été mis en place à partir de 1995. De mi-mai à mi août chaque année, deux observateurs se relaient pour surveiller quotidiennement les colonies de sternes. Une fois les colonies localisées, si possible dès leur phase d'installation, un enclos est posé sur un large périmètre autour de chaque site occupé. Des panneaux d'information aux abords des colonies et un contact fréquent avec le public complètent le dispositif de protection.

Pour évaluer l'efficacité de ce dispositif, des observations visant au recueil de diverses informations biologiques sont réalisées sur une base journalière depuis un affût situé selon les cas de 10 à 150 m des nids, à l'aide de longues-vues x30 et x20-60. En début de saison, une cartographie sommaire de la colonie est effectuée à distance, chaque nid étant repéré par rapport à des éléments remarquables du paysage. À l'issue de la période de ponte, les nids sont localisés précisément (piquet numéroté placé à un mètre de chaque nid) à l'occasion d'une visite rapide de la colonie, une à trois visites complémentaires peuvent être effectuées selon l'importance des pontes tardives ou le remplacement. Le contenu de chaque nid est noté lors de ces visites (sauf en 1996 et 1997). Par la suite, le suivi journalier à distance renseigne sur le devenir des pontes : date d'éclosion (permettant de vérifier ou de retro-calculer la date de ponte, sur la base d'un intervalle de 21-22 jours entre la ponte du premier œuf et l'éclosion, CRAMP, 1985), éventuel

abandon du nid, cause de cet abandon (en cas d'observation directe de prédation, ou d'identification certaine d'autres facteurs). Le dénombrement régulier des poussins et juvéniles, jusqu'à leur envol, permet de connaître la production globale de la colonie. Il arrive toutefois que le relief du terrain gêne l'observation de certains nids. De plus, les oiseaux n'étant pas marqués, il peut être difficile d'attribuer une ponte tardive au remplacement d'une ponte détruite, ou à un nouveau couple. Ces limites méthodologiques occasionnent de légères imprécisions dans l'estimation de l'effectif reproducteur et de la productivité moyenne par couple.

L'habitat de nidification a été décrit selon les méthodes de la phytosociologie. Des informations sur la dispersion alimentaire ont été recueillies par observation directe des mouvements d'oiseaux depuis l'île et à l'occasion de navigations dans l'archipel, et le rythme de nourrissage des poussins a été étudié chaque année depuis 1997 par suivi focalisé de poussins d'âges aussi divers que possible à différentes heures de la journée. La taille des poissons apportés par les adultes a été estimée par rapport à la longueur du bec de ceux-ci (soit 30 à 40 mm, en moyenne 36 mm, CRAMP, 1985).

RÉSULTATS

Taille des colonies

L'effectif reproducteur a varié de 15-17 couples à 97-112 couples selon les années (TAB. 1). L'effectif moyen, 49-56 couples ($n = 13$), est

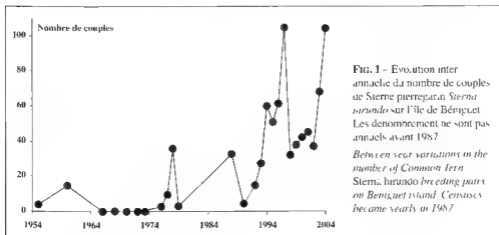


FIG. 1 – Evolution inter annuelle du nombre de couples de Sterne pierregarin *Sterna hirundo* sur l'île de Bénguët. Les dénombrements ne sont pas annuels avant 1987.

Between year variations in the number of Common Tern *Sterna hirundo* breeding pairs on Bénguët island. Censuses became nearly in 1987.

TABLEAU 1. En un an, le cycle de la reproduction des Sternes pierregarins *Sterna bergii* à Béniguet
* en incluant les pontes de remplacement effectuées sur 1 de 6 Triclen distante d'environ 7 km

ANNÉE	NOMBRE DE SITES OCCUPÉS	NOMBRE DE COUPLES NICHEURS	NOMBRE DE JEUNES À L'ENVOL	PRODUCTIVITÉ PAR COUPLE	CAUSES D'ÉCHEC
1992	3	15-17	0	0	Dérangement humain
1993	2	26-29	(6-8 ?)	(0,2 à 0,3 ?)	Dérangement par plaisanciers
1994	4	50-70	< 10	< 0,2	Dérangement par plaisanciers avec chien - abandon de 30 couples
1995	2	47-57	≥ 7	≥ 0,12	Dérangement humain - abandon de 5 couples
1996	2	59-64	32-35	0,5 à 0,6	Cause inconnue (mortalité de poussins pas liée à prédation)
1997	2	97-112	c. 10 (c. 40) *	c. 0,1 (c. 0,5) *	Mauvais temps, forte prédation
1998	3	29-35	20-25	0,57 à 0,86	Prédation par goélands, mauvais temps
1999	3	38	19	0,5	Prédation par goélands
2000	4	40-45	13	0,3	Mauvais temps, forte prédation
2001	1	42-48	39-41	0,81 à 0,98	Nourrissage plus fréquent des poussins
2002	2	32	24-30	0,75 à 0,94	
2003	1	68	40-45	0,59 à 0,66	Prédation par goélands, mauvais temps
2004	1	102-108	53-55	0,50 à 0,54	Mauvais temps

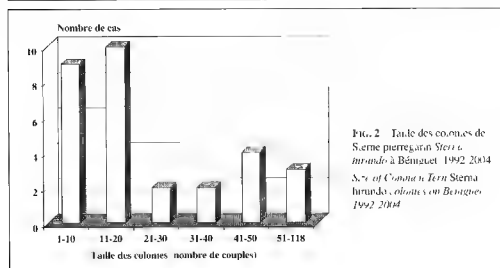


FIG. 2. Taille des colonies de Sternes pierregarins *Sterna bergii* à Béniguet 1992-2004. * *S. bergii* et *Sterna bergii* à Béniguet 1992-2004

nettement supérieur aux effectifs recensés, entre la découverte de la nidification de la Sterne pierregarin sur Béniguet, en 1955, et l'application d'une gestion conservatoire sur cette île, en 1992 (Fig. 1). L'amplitude des variations inter-annuelles d'effectif est forte, sans corrélation marquée avec l'effectif de l'année N et le succès de reproduction des

années précédentes ($r \leq 0,31$ pour N-1 à N-3). Des transferts d'île à île au sein de l'archipel de Molène pourraient en partie expliquer ces variations d'effectif. Ainsi, l'installation tardive d'environ 40 couples sur l'île de Triclen en 1997 (J.-Y. Le Gall, comm. pers.) correspondait selon toute vraisemblance aux pontes de remplacement d'une partie

TAB. 1. - Yearly Common Tern *Sterna bergii* breeding results at Béniguet

l'effectif reproducteur en 1995, 99 % en 1997, et ce site a hébergé la grande majorité des tentatives de reproduction observées durant l'étude.

Dans 88,8 % des cas de nidification constatés ($n = 731$), incluant des pontes de remplacement, les couples se sont installés près du littoral oriental de l'île, c'est-à-dire sur la côte sous le vent. Les autres pontes, au Nord et au Nord-Ouest de l'île, se trouvaient également en position relativement abritée des vents dominants car déposées en arrière de replis du cordon de galets.

Pres du quart des pontes (23,9 %) ont été notées sur cordon de galets bien stabilisés et faiblement colonisés par une végétation pionnière essentiellement *Orpin sedum* sp. et *Silene maritima*, ou bien Pavot cornu *Glaucium flavum* quand les apports de sable coïncident recouvrent assez largement les galets. Mais les nicheresses se sont majoritairement installées (76,1 %) sur substrat sableux, parfois sur plage de sable nu ou très faiblement végétalisée (3,7 %), ou, coup plus fréquemment (72,4 %) sur des surfaces bien colonisées par une végétation herbacée. Il s'agit alors de pelouses en sommet de dune (11,8 %) ou de la végétation pionnière en haut de page et pied de dune (60,6 %). Cette dernière situation correspond au principal site de nidification des Sternes pierregarins sur l'île, attesté annuellement par ces oiseaux depuis 1993.

Sur ce principal site, le substrat consiste en des sables fins à grossiers ($\phi < 2$ mm) contenant en part des mortalités de petits galets ($\phi < 20$ mm), et des débris calcinés (maël, coquilles de mollusques). La végétation consiste en une pelouse rattachée à *Lupinus albus* *Agropyrum junceiformis* (Botta et al., 1989) ou le Laitue des sables *Carex arenaria* domine, s'y mêlent des bryophytes et le *Cinéraire* *Elasmagrostis*, plus localement la *Sole* *Salsola kali* ou les euphorbes *Euphorbia parlati* et *E. portulaca* entre autres plantes. Par place poussent des pieds de *Cynoglossum officinale* *Cynoglossum officinale*, *Matricaria maritima* *Matricaria maritima*. Cette matricaria *Betula maritima*, sous laquelle les poussins de Sternes peuvent trouver un abri. En sommet de dune des touffes de romanes *Rubus* sp. parsèment la pelouse, qui est particulièrement bordée par une formation dense de fougère aigle *Pteridium aquilinum*, des poussins peuvent également trouver refuge sous ces fougères. Le

des couples initialement nicheurs sur Béniguet, l'année suivante 69 couples s'installent à Triclen alors qu'il n'en restait que 29 à Béniguet, contre 97-112 en 1997. Mais d'autres variations inter-annuelles d'effectif restent inexpliquées à l'échelle de Béniguet comme à celle de l'archipel, de Molène, dont la population s'est par exemple réduite de moitié en 1999 (B. Chabot, comm. pers.).

Certaines années, les Sternes pierregarins occupent plus d'un site de nidification sur l'île (Tab. 1). Les différents sites sont alors occupés soit simultanément (colonies semblant indépendantes), soit en succession (après échec, les pontes de remplacement sont déposées sur un site différent des premières pontes). La taille de ces colonies est variable, plus ou moins inférieure à 20 couples (Fig. 2), et par exception des couples peu nichent isolément (3 cas en 13 années d'étude).

Habitat de reproduction

Un des sites utilisés par les Sternes sur Béniguet avait fait l'objet de mesures particulières de mise en défens des 1993 et 1994, quand il abritait un couple de Sterne arctique. Les Sternes pierregarins s'y sont progressivement concentrées (37 % de

TABLEAU II Chronologie des pontes de Sterne pierregarin *Sterna niundo* à Beniguet (entre parenthèses : nombre de pontes dans la fourchette de dates, R = ponte de remplacement)
Common Tern *Sterna hiundo* egg laying chronology (between brackets : number of clutches within the time period, R = replacement clutch)

ANNÉE	PREMIÈRES PONTES	PONTES TARDIVES
1992	30 mai	Dernière décade de juin
1993	fin mai	?
1994	Dernière décade de mai	8-12 juillet (4)
1995	1 ^{re} -2 juin (5)	Début juillet
1996	28 mai	17 juillet (R)
1997	15-28 mai, moyenne 18 mai (41)	20 juillet (R)
1998	25 mai – 11 juin (6-8)	8 juillet, puis 30 juillet – 5 août (3)
1999	25 mai	2-3 juillet (R ?)
2000	14 mai – 6 juin (35)	Début juillet
2001	18-31 mai (37)	12 juin – 24 juillet (5)
2002	29 mai – 1 ^{er} juin (13)	20 juillet (R)
2003	26 mai – 18 juin (64)	Début juillet
2004	18 mai – 6 juin (96)	30 juin

taux de recouvrement du sol par la végétation va croissant depuis la plage et les associations végétales pionnières des dunes de mer (ou nichent les Sternes naines, YLSOT *et al.*, 2002), jusqu'au sommet de la dune où le recouvrement approche 100 %, selon un échantillon relevé en 1996 et 1997, les trois quarts des nids (75,5 %, $n = 94$) sont placés là où le recouvrement par la végétation est compris entre 40 et 80 % (< 40 % : 9,6 % des nids, > 80 % : 14,9 % des nids).

Sur ce site, la colonie est relativement lâche s'étalant sur 87 m (pour 68 couples) à environ 300 m (pour 97-111 couples en 1997, mais seulement 101 m pour 102-108 couples en 2004). Au sein de cet espace, quelques couples d'Huitrier pie *Huematopus ostralegus* et de Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* cohabitent chaque année avec les Sternes pierregarins.

Cycle de présence, chronologie de reproduction

Les dates d'arrivée sur le site ne sont pas connues, faute d'observations systématiques sur l'île en avril, les quelques informations disponibles (aucun oiseau sur la période 8-13 avril de

2001, à 2003, 2 le 20 avril 2004 puis 20 deux jours plus tard, 1 le 24 avril 1997, 5 le 26 avril 2000) s'accordent aux mentions régionales antérieures qui suggèrent une arrivée dans la seconde moitié d'avril (HUSRY & MONNAT, 1981). Certaines années la présence de l'espèce est, régulière à proximité des sites de nidification dès la première semaine de mai, mais d'autres années cette présence reste irrégulière jusqu'au 15-20 mai. Cette variabilité dans le processus d'installation, qui ne semble pas liée aux conditions météorologiques du moment, reste inexpliquée.

La ponte débute entre le 14 mai et le 1^{er} juin, selon les années (date moyenne 24 mai, ± 6 jours, $n = 11$ années, TAB. II). La plupart des pontes sont déposées dans un intervalle de deux à trois semaines : 82 % des premières pontes déposées en 14 jours en 2001 ($n = 42-48$ couples, FIG. 3), 91 % en 19 jours en 2004 ($n = 102-108$ couples), 94 % en 23 jours en 2003 ($n = 68$ couples). Les pontes tardives qui peuvent être déposées jusqu'aux premiers jours d'août, correspondent essentiellement à des pontes de remplacement. L'installation tardive de certains nœuds, fin juin ou plus tard, a cependant été

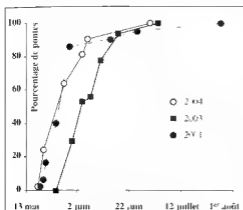


FIG. 3. Chronologie des pontes (proportion des pontes déposées à une date donnée) de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* sur l'île de Beniguet.

*Fig. 3. laying chronology (proportion of clutches laid at a x), en date) of Common Tern *Sterna hirundo* on Beniguet Island.*

suspectée à plusieurs occasions, et a été confirmée en 2004 quand un oiseau identifiable à son plumage marqué d'immaturité a pondé vers le 30 juin.

La période d'envol des derniers juvéniles est connue pour sept années, deux fois vers le 20 juillet, une fois début août, une fois mi-août, une fois dans la dernière décade d'août, deux fois à la fin de ce mois. Des individus quittent progres-

sivement le site à partir de juillet, mais des Sternes pierregarins le fréquentent assez régulièrement jusqu'à fin août, voire début septembre, la plupart des jeunes continuant à être nourris par les adultes sur la colonie ou à ses abords immédiats durant plus de 15 jours après leur envol.

À cette désertion progressive par les reproducteurs et leurs jeunes se superposent la présence passagère d'oiseaux allochtones. Il s'agit d'une part d'individus en prospection; quelques oiseaux parmi ces prospecteurs sont en plumage immature (seconde ou troisième année civile, WHITE & KENOE, 2001) et s'observent annuellement à partir de mi-juin, généralement des oiseaux isolés présents sporadiquement, mais 5 individus le 13 juin 2002. D'autre part, des juvéniles volants, probablement issus de sites relativement proches, fréquentent occasionnellement le reposoir situé à proximité du principal site de reproduction: on compte ainsi 28 juvéniles le 17 juillet 1996 et 32 cinq jours plus tard, alors que la colonie n'avait produit que 17 ou 18 jeunes à l'envol, ou encore 64-67 jeunes le 19 juin 2004, alors que la colonie en avait produit 53 à 55.

Les pontes et leur devenir

La taille moyenne des pontes observée sur l'ensemble de l'étude est de 2,53 œufs par nid ($n = 333$, TAB. III), valeur sous-estimant probablement le nombre moyen d'œufs pondus par nid car

TAB. III. Taille des pontes des Sternes pierregarins *Sterna hirundo* à Beniguet.
*Common Tern *Sterna hirundo* clutch size on Beniguet.*

Date	Nombre total de pontes	Pontes à 1 œuf	Pontes à 2 œufs	Pontes à 3 œufs	Pontes à 4 œufs	Nombre moyen d'œufs par ponte
30 juin 1995	20	4	9	7	—	2,15
6 juillet 1998	24	3	13	7	1	2,25
6 juillet 1999 (site A)	23	6	4	13	—	2,30
30 juin 1999 (site B)	12	—	4	8	—	2,67
6 juin 2000	28	2	11	15	—	2,46
4 juillet 2000 *	18	2	9	7	—	2,28
8 juin 2001	42	3	7	32	—	2,69
25 juin 2002	32	7	13	12	—	2,16
18 juin 2003	62	2	10	50	—	2,77
8 juin 2004	90	4	23	63	—	2,66

certaines pontes peuvent être incomplètes à la date des relevés : pontes en cours ou nids ayant subi une prédation. La valeur moyenne est d'ailleurs 2,30 œufs par nid ($n = 206$) pour les années sans prédation forte. Le nombre d'œufs paraît moindre pour les pontes de remplacement (2,28 en juillet 2000, $n = 18$), mais l'échantillon est restreint.

Près de 75 % des 646 pontes observées de 1995 à 2004 ont éclos.

Entre 18,9 et 23,2 % des pontes ont fait l'objet d'une prédation par des goélands. Quelque 40 % de cette prédation s'est produite au cours de la seule saison 1997, quand un contexte météorologique médiocre a conduit à une baisse d'assiduité des couveurs. Cette prédation est le fait des trois espèces de goélands nichant sur l'île : individus se spécialisant ponctuellement dans ce comportement et agissant seuls ou en couple, et à une occasion trois Goélands marins ensemble.

En 1997 et 2000, deux cas de désertion brutale d'un site de nidification par la totalité des oiseaux qui s'y étaient installés ont occasionné l'abandon de 25 pontes (3,9 % des pontes observées de 1995 à 2004), la cause de ces désertions n'est pas connue.

Quelques pontes stériles n'ont pas été systématiquement comptabilisées, parmi lesquelles la ponte de l'oiseau immature observé en 2004, qui avait coché durant trois semaines ; son unique œuf

particulièrement petit mesurait 26 x 19 mm alors que la grandeur moyenne normale pour l'espèce est 41 x 31 mm (CRAMP, 1985).

Alimentation des poussins

Les sternes adultes en recherche alimentaire fréquentent pour partie le pourtour immédiat de l'île. Mais elles s'en éloignent fréquemment tant vers le littoral continental (port du Conquet et abords, à environ 5 km de la colonie) qu'en direction du large : elles pêchent alors en pleine mer sur des secteurs où des Fous de Bassan *Sula bassana* s'alimentent régulièrement (1,5 à 3 km) et à proximité d'îlots et d'écueils jusqu'à au moins 6 km de la colonie. Le rythme des apports de nourriture est relativement faible, chaque poussin recevant en moyenne un à deux poissons par heure, cependant les apports ont été trois fois plus fréquents au cours de la saison 2001 (TAB. IV). Les apports de poissons cessent quasi totalement quand la météorologie se dégrade (vent de force 6 Beaufort et plus), l'état de la mer empêchant les oiseaux de repérer les poissons.

Les jeunes poussins reçoivent des poissons de petite taille (3-5 cm), les poussins plus âgés recevant fréquemment des poissons de 7 à 15 cm. Ils s'agit essentiellement de lançons *Annodontes* sp d'une taille moyenne estimée à 7 cm ($n = 40$) en 2002 et 11 cm ($n = 45$) en 2004. Certaines années

TAB. IV Fréquence d'alimentation des poussins de Sterne pierregarin *Sterna bergii* à Ben Guet (P/p/h : nombre de poisson par poussin par heure), en relation avec les conditions météorologiques

Common Tern *Sterna bergii* chick feeding rate (number of fish per chick per hour) in relation to weather conditions

Année	Nombre d'heures d'observation	Âge des poussins (jours)	P/p/h \pm écart-type (extrêmes)	Conditions météorologiques
1997	?	?	< 1	Mauvais temps
1998	12	?	1,11 \pm 0,79 (0-4)	Temps variable
2000	9,3	?	0,97 \pm 1,68 (0-5)	Temps variable
2001	6	3-13	4,85 \pm 3,18 (0-5)	Beau temps
2002	28,5	2-15	1,00 \pm 1,37 (0-4)	Beau temps
2003	12,6	1-17	1,53 \pm 0,83 (0-5)	Généralement beau
2004	6,5	2-18	1,97 \pm 0,68 (1-3)	Beau temps

cependant, les adultes rapportent uniquement des poissons de faible taille quel que soit l'âge de leurs poussins : 83 % des apports de 2003 ($n = 67$) mesureraient moins de 4 cm.

Succès reproducteur

Les observations des trois premières années d'étude s'accordent à celles effectuées antérieurement (1986, 1988 et 1990, J. NISSEY, inédit). Le succès reproducteur était nul ou presque avant la mise en place d'une surveillance efficace contre les dérangements humains à partir de 1995. Depuis lors, la production moyenne observée sur l'île est d'environ 0,46 jeune à l'envol par couple (TAB. 1), avec une forte variabilité inter annuelle. Il faut souligner que cette valeur sous-estime la productivité de la population concernée car certaines pontes de remplacement peuvent être effectuées en dehors du site d'étude, comme ce fut le cas en 1997 quand une quarantaine de couples très vraisemblablement venus de Béniguet éleveront 30 jeunes sur l'île de Trielen voisine (J.-Y. LE GALL, comm. pers.). En intégrant ces jeunes, la production moyenne des Sternes pierregarins initialement installées sur Béniguet passerait à 0,51 jeune à l'envol par couple.

La faible productivité enregistrée certaines années tient essentiellement à la prédation par des goélands, cette prédation étant toujours liée à des périodes de mauvais temps. Plus mobiles et moins bien protégés par les adultes, comme cela a été décrit pour la Sterne naine (YFSON *et al.*, 2002), les poussins sont plus sensibles à la prédation quand le mauvais temps gêne les oiseaux adultes dans leur recherche alimentaire. Cette prédation est essentiellement le fait de quelques Goélands bruns et marins.

Le mauvais temps peut également entraîner une mortalité directe des poussins, comme en témoignent les cadavres retrouvés sur la colonie, emacés, sans trace de prédation. Leur autopsie a montré l'absence d'infection parasitaire et s'accorde à un diagnostic d'inanition (J.R. GAILLET, comm. pers.). En conjuguant prédation et inanition, des épisodes de 2-3 jours de très mauvais temps peuvent occasionner la disparition de 30 à 50 % des poussins.

Une situation particulière a été observée en 1995 : plusieurs poussins ont disparu quand la forte

marée a poussé des dizaines de Goélands bruns non nicheurs à se réfugier sur le site occupé par la colonie de sternes. Ce type de perturbation s'est reproduit lors de fortes marées en 1996, mais semble-t-il sans entraîner de perte chez les sternes.

Quelques cas de mortalité observés après l'envol correspondent vraisemblablement à une mort par inanition durant une tempête. Le seul cas constaté de prédation sur juvénile volant était le fait d'un Goéland marin.

DISCUSSION

La majorité des colonies françaises de Sternes pierregarins sont implantées sur le cours de grands fleuves et en milieu lagunaire (SIBET, 2004). Celles situées en milieu maritime sont pour partie installées dans des baies abritées, et seulement 600 à 700 couples soit environ 13 % de l'effectif nicheur français nichent sur des îlots marins aussi exposés que notre site d'étude. Les conditions de reproduction rencontrées à Béniguet sont donc quelque peu marginales à l'échelle du pays. Il se peut d'ailleurs que la situation de telles colonies ne soit pas optimale pour l'espèce. Par comparaison à celles nichant en milieu d'aquacole, les Sternes pierregarins qui se reproduisent en milieu marin doivent en effet peiner plus longtemps pour rapporter moins de poissons à la colonie, et subissent plus fortement l'impact du vent sur l'accessibilité à leurs proies (WINDJEN *et al.*, 1994, BEUKER *et al.*, 1997). Or, la productivité des colonies est pour partie déterminée par la quantité de poisson fournie aux poussins (FRANK, 1992). Cela pourrait expliquer la réussite relativement faible de la reproduction de l'espèce sur notre site d'étude : en moyenne 0,46 jeune à l'envol par couple, et moins de 1 jeune par couple les trois premières années, alors que la littérature signale un taux d'envol certes très variable mais avec de nombreux exemples de productivité comprise entre 1 et 2 jeunes à l'envol par couple (p. ex. CRAMP, 1985, LERAY, 1993, BRIGIER, 1998). Le taux observé à Béniguet est également faible à l'échelle de la Bretagne, où la productivité est estimée à partir de 65 % de l'effectif régional se situer entre 0,55 et 0,63 jeune à l'envol par couple ($n = 510$ à 1070 pontes/an, 1996 à 2003 : LE NEVE, 2004).

Dans ce contexte, il est notable que le plus fort nombre de jeunes élevés par couple sur Béniguet ait été enregistré en 2001, année caractérisée par une fréquence d'apport de poissons à la colonie nettement plus élevée que de coutume.

Effet des mesures de conservation – Quoique relativement faible, la productivité de la colonie depuis 1995, année de mise en œuvre des mesures de conservation, contraste nettement avec l'échec quasi absolu de la reproduction les années précédentes, quand les échecs répétés faisaient suite à des dérangements par l'homme occasionnant l'abandon direct de la colonie ou une forte prédation par les goélands. La mise en défens de la colonie et l'information du public ont supprimé cette synergie entre dérangement anthropique et prédation, permettant une productivité limitée par les seuls facteurs naturels, au premier rang desquels la météorologie qui dicte l'importance de la prédation. Dans le même temps, l'effectif nicheur s'est significativement accru. Ces constatations valident le développement de politiques de surveillance des colonies de sternes visant à supprimer les sources de dérangement liées aux activités humaines, essentiellement des activités de loisirs (JOININ, 1989 et 1990; BRIL, 2001; GANNE & LÉNAÏVE, 2002; YÉSOU *et al.*, 2002).

Implications pour le suivi biologique de l'espèce – La chronologie des pontes à Béniguet est tardive par comparaison à celle observée plus au Sud sur le littoral atlantique (40 à 60 % des pontes sont déposées avant la mi-mai en Vendée (YÉSOU & FOUQUET, 1990). Mais en Manche occidentale DEMONGIN *et al.* (1997) ont décrit pour l'archipel des Chausey une situation très proche de celle observée à Béniguet : les nicheurs ne s'y cantonnent qu'à partir du 20 mai et les premières pontes sont déposées fin mai. Cela permet de penser que la chronologie décrite ici est représentative des colonies situées sur les îlots marins de la pointe de la Bretagne au Cotentin, pour le confirmer, des études similaires gagneraient à être menées sur d'autres colonies.

Ce caractère tardif fait qu'un recensement des nids effectué à la période préconisée au niveau national (mi-mai à début juin; MONNAÏ & CADIOT, 2004) ne permettrait de dénombrer que 50 % à

85 % de l'effectif de la colonie, selon l'année et le jour retenu pour le dénombrement. Cette situation renforce le constat selon lequel le recensement des colonies de Sterne pierregarin à date unique est source de sous-estimation, de l'ordre de 30 % ou plus dans divers cas étudiés (YÉSOU & FOUQUET, 1990; BOLDRECHINI *et al.*, 1991).

La chronologie aléatoire des pontes (variabilité inter-sites, variabilité annuelle sur un site donné, bouleversement de la chronologie suite aux abandons ou destructions de pontes) et la présence d'individus non nicheurs (prospecteurs, juvéniles nés sur d'autres sites) font que toute estimation fine de l'effectif et de la productivité d'une colonie de Sterne pierregarin nécessite un suivi précis tout au long de la période de reproduction.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'est partiellement inscrit dans le volet "espèces" du Pro et LIFE n° B4 3200 98 470 "Archipels et îlots marins de Bretagne", dans ce cadre, il a bénéficié de financements de la Communauté européenne et du Ministère chargé de l'Environnement. Nos collègues de l'ONCFS en mission sur la réserve de Béniguet ont apporté leur soutien logistique et ont participé à la mise en place des mesures de protection des sternes Cyril HIRVE stagiaire BFA, et Gaëlle DINE et Nelly JAMER-DUBRY, LOIC ARON, RENÉ BEQUART, Philippe DELAC, Benoît DUMAÏN, Guillaume HANEN, Jérôme LECLERCQ, Benjamin LECOMTE, Cyrille LEITHUIFFER, Éric LUGUET, Julien MARCHAND, Didier MILN, Aymeric MIGNONET, David MOURIER, Julien PICHENOÏ, Damien SANLIER, Thibault SCHVARTZ stagiaires BFA, gestion et protection de la nature", ont participé de façon déterminante au suivi naturaliste, auquel a également contribué Michel PASCAL (INRA) Bernard CADIOT (Bretagne Vivante – SEPNEB) nous ont aidés dans la recherche bibliographique et ont commenté une première version du texte. Que chacun soit sincèrement remercié.

BIBLIOGRAPHIE

- BLICKER (PH.), FRANK (D.) & WAGENER (M.) 1997
Luxury in freshwater and stress at sea? The foraging of the Common Tern *Sterna hirundo* chicks dependent on weather and tide in the Wadden Sea

J. T. D. pinguet



- loire, 39 : 264-269 • BLOUIN (F.), GODFAT (M.) & YVES (P.) 1989 - Contribution à l'étude de la flore, de la végétation et de l'avifaune marine de l'île de Ben Gaet (Archipel de Moëne - Finistère) : description préliminaire. *Bull. Soc. Bota. Ouest Fr.*, n° 20 : 33-50 • B. ADRECHINI (P.), CASINI (I.), MONTANARI (F.) & SAN GIOVANNI (R.) 1991 - Influenza della deposizione tardiva sul censimento di anelli e sternidi coloniali. In F. SAN GIOVANNI (M.), ed., *Atti II Sim. mar. italiano - censimenti faunistici dei serebrati Rio Biol. Sel.aggina*, 16 (Suppl.) : 281-284 • BRECHT (D.) 1998 - La Sterne pierregarin *Sterna hirundo* et la Sterne naire *Sterna albifrons* dans le val d'Allier et le moyen val de Loire. Période 1979-1996. *Vox Oiseau*, 45 : 173-183
- CRAMP (S.), ed. 1985 - *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*, vol. 4. OUP, Oxford, 960 p.
- DUMONGIN (L.), PÉRIER (A.), JEAN-BAPTISTE (J.) & GIRAUD (C.) 1997 - La Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) en Normandie. *Le Cormoran*, 10 (45) : 49-59
- FRANK (D.) 1992 - The influence of feeding conditions on food provisioning of chicks in Common Terns *Sterna hirundo* nesting in the German Wadden Sea. *Ardea*, 80 : 45-55 • Fédération Régionale des Associations de Protection de l'Environnement du Centre (FRAPEC) 1987 - *Sternes continentales*. Actes des "journées sur les sternes continentales", Orléans, 20-21 jan. 1985. FRAPEC, Saint-Jean-de-Braye, 237 p.
- GANF (O.) & LE NEVE (A.) 2002 - L'observatoire des sternes de Bretagne. *Penn ar Bed* : 184-185, 63-69 • GOURMELIN (J.), BENOIST (J.) & RIBOUT (C.) & YVES (P.) 2003 - Analyse diachronique de la végétation d'un flot marin protégé. *Photo-Interpretation* 2003/2 : 313, 33-34
- HENRY (J.) & MONNAT (J.-Y.) 1981 - *Oiseaux marins nicheurs de la façade atlantique française*. SEPNB, Brest, 338 p.
- JOUS (M.) 1989 - Des sternes et des hommes. *Penn ar Bed*, 35 : 13-15 • JOUS (M.) 1990 - Les sternes de Bretagne - oiseaux sans frontières. *Penn ar Bed*, 138 : 11-15
- LE NEVE (A.) coord., 2004 - *Sternes de Bretagne. Observatoire 2003*. Contrat Nature "Oiseaux marins" 2003-2006. Bretagne Vivante - SEPNB, Brest, 69 p. • LERAY (V.) 1993 - *Les Oiseaux de l'île de Parnas sur la Loire*. Auteurs, LPO Arca, 126 p. • LITTY (J.), GALLIER (A.) & MONNIEROT (M.) MARCHAND (S.) & QUENY (G.) 2004 - Presence of mitochondrial DNA of Iberian or gip in European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Brittany (France). *Second World Lagomorph Conference, Abstract book* : 110
- MONNAT (J.-Y.) & CADORE (B.) 2004 - Techniques de recensement. Pp. 37-43 in CADORE (B.), PONS (J.M.) & YVES (P.), eds., *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Biotope Mère • MULLER (D.) 1981 - Etude des reprises de Sternes pierregarins (*Sterna hirundo*) et de Sternes naïves (*Sterna albifrons*) nées en France. *L'Oiseau et R.F.O.*, 51 : 297-305 • MULLER (D.) 1983 - Répartition et effectif de la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) et de la Sterne naïve (*Sterna albifrons*) nicheuses en France pour l'année 1982. *L'Oiseau et R.F.O.*, 53 : 309-322

- PASCAL (M.), BOKET (F.), YÉSOU (P.) & D'ESCRIVÈNE (L.G.) 1994 - L'inventaire des micromammifères de la réserve de faune de l'île de Beniguet (Finistère). *Gibier Faune Sauvage*, 11 : 65-81.
- SIBLET (J.P.) 2004 - Sterne pierregarin *Sterna hirundo*. Pp. 162-168 in CADICOT (B.), PONS (I.M.) & YÉSOU (P.), eds., *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1966-2000)*, Biotope, Mèze.
- WINDLÉN (H.), MCKSTEIN (S.) & BECKER (P.H.) 1994 - Auswirkungen individueller Ernährungsstrategien von Flässeeschwalben (*Sterna hirundo*) auf die Anwesenheit am Koloniestandort. *Die Vogelwarte* 37 : 290-303.
- WHITEL (S.J.) & KEHOE (C.V.) 2001 - Difficulties in determining the age of Common Terns in the field. *British Birds*, 94 : 268-277.
- YÉSOU (P.) 2004 - Recensement des colonies de

goélards à Beniguet en 2004 (www.beniguet.com). • YÉSOU (P.), BERNARD (F.), MARQUIS (J.) & NISSER (J.) 2002 - Biologie de reproduction de la Sterne naime *Sterna albifrons* sur la façade atlantique française (île de Beniguet, Finistère). *Alauda* 70 : 285-292.

• YÉSOU (P.), BERNARD (F.), MARQUIS (J.), NISSER (J.) & TRIPLETT (P.) 2001 - Reproduction de l'Huitrier p.e. *Huematopus ostralegus* sur l'île de Beniguet Finistère. *Alauda* 69 : 503-512.

• YÉSOU (P.) & FOULLET (M.) 1990 - Date de recensement et sous-estimation des effectifs nicheurs chez la Sterne pierregarin *Sterna hirundo*. *L'Oiseau & R.F.O.* 60 : 50-54.

• YÉSOU (P.), LETHILLIER (C.), LECLERC (J.) & NISSER (J.) 1999 - Avifaune nicheuse de l'île de Beniguet. *Bull. mens. O.N.C.* 243 : 20-29.

• YÉSOU (P.) & NISSER (J.) 1994 - Nouvelles modifications de la Sterne arctique *Sterna paradisaea* en France. *Ornithos* 1 : 82-83.

En Bref

- **Der Luhu: Vogel des Jahres im Aufwind?** s'est tenu les 29 et 30 avril 2005 à Aschaffenburg (Allemagne).
Contact : Landeshund für Vogelschutz in Bayern (info@lbv.de ou www.lbv.de).
- **The World Conference on ecological restoration** se tiendra du 12 au 18 septembre 2005 à Zaragoza (Espagne).
Contact : dr.eco, Paseo de Sagasta 19, Entlo deha. F-40608 Zaragoza (Espagne) (secretaria@ecologicalrestoration.net).
- **Groupe Ornithologique du Jura** Le programme des sorties est disponible.
Contact : Groupe Ornithologique du Jura Centre social, 2 rue Pavigny, F-39000 Lons le Saunier (03 84 51 25 15 ou 03 84 24 45 45 (<http://perso.wanadoo.fr/gojura/goj.htm>)).
- **Parc Naturel de la Brenne** Le programme des stages scientifiques et artistiques est disponible.
Contact : PAR Brenne, Maison du Parc, Le Bouchet, F-36400 Rosnay (02 54 26 12 13 www.parc-naturel-brenne.fr) ou CPIE Brenne Pays-d'Azuay (02 54 39 23 43).
- **Sologne Nature Environnement** Le programme découverte nature est disponible.
Contact : Sologne Nature Environnement BP136 Parc de Beaulais F-41200 Romorantin Lanthenay (02 54 76 27 18 <http://sne.sologne.fr>).
- **Camp de migration des falaises de Carolles** se tiendra du 1^{er} septembre au 5 novembre. Inscriptions et renseignements.
Contact : Groupe Ornithologique Normand, Sébastien Provost, 19 avenue division Leclerc, F-50740 Carolles (Tel. 02 33 90 04 52 - maison.deloiseau@no-log.org).
- **Atlas des Oiseaux Nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur** Le site internet "www.atlasoiseaux.org" fournit des informations ainsi que la cartographie constituant le cœur du travail. Il s'agit des premiers résultats, l'enquête ayant débuté en 2004 et devant se poursuivre jusqu'en 2007 inclus. Les cartes seront actualisées une à deux fois par an. Pour participer.
Contact : Amine Flitni, chargé de mission, Bureau n° 1, 21 avenue de Provence, F-84300 Cavaillon (atlas.paca@lpo.fr).

DENSITÉS DE LIMICOLES ET DU TADORNE DE BELON *Tadorna tadorna* EN HIVERNAGE DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE

Patrick TRIPLET¹, Damien ONODT BOT², Agnès BOUCHET³, Christophe AULERT⁴ et François SUEUR⁵

Overwintering densities of waders and Eurasian Shelduck *Tadorna tadorna* in the Seine Estuary. Wader densities were calculated using the total area of the portions of the estuary used over the time cycle. Results highlight some large density differences for the same species between sites as well important variations for some species in relation to the time of year and even time of the day. Results are compared with those from other sites in Western Europe obtained either by cartography or quadrats. Seine Estuary densities appear to be high. The use of both census technique is also discussed.

Mots clés Limicoles, Estuaire Seine, Densité, S.G., Quadrats

Key words Waders, Seine estuary, Density, GIS, Quadrats



Reserve Naturelle de la Baie de Somme - SMACOPT - 1 place de l'Amiral Courbet - F 80100 Abbeville (patricktripletp@baiedesomme.org)

¹ Reserve Naturelle de l'estuaire de la Seine - Maison de l'Estuaire - 20 rue Jean Courret - F 76600 Le Havre (damien.onodtbot@maisondelestuaire.org)

² Groupe Ornithologique Normand, Université, 14032 Caen Cedex

³ Observatoire de l'avifaune de la ZPS Estuaire et marais de la Basse Seine - Reserve naturelle de l'estuaire de la Seine - Maison de l'Estuaire, 20 rue Jean Courret, F 76600 Le Havre (observatoireavifaune@wanadoo.fr)

⁴ Groupe Ornithologique Picard - Le Bout des Croix - F 80120 Saint-Quentin-en-Tourmont (francois.sueur@wanadoo.fr)

INTRODUCTION

Au cours de la période hivernale, de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau, notamment les limicoles, trouvent dans les estuaires les conditions propices et les ressources alimentaires nécessaires à leur survie (HALE, 1980 ; PRATTE, 1981 ; EVANS *et al.*, 1984). Les oiseaux s'y rassemblent en groupes plus ou moins denses, en liaison avec la richesse et l'abondance des ressources trophiques.

L'étude des densités permet d'obtenir une idée des modalités d'exploitation d'un site à un moment donné et d'apporter une contribution à la connaissance des réponses des oiseaux face à la diminution des ressources trophiques. À long terme, cette connaissance peut également permettre d'aborder les conséquences de l'évolution d'un site sur les statonnements. Différentes études fournissent des données sur les densités à partir de l'observation d'oiseaux sur des surfaces déterminées par

L'observateur des quadrats matérialisés par des piquets permettant de collecter des données standardisées sur les réponses numériques des oiseaux à des variations de densités de leurs proies (voir par exemple en France, TRIPLETT, 1994, TRIPLETT *et al.*, 1999, BOITARD *et al.*, 2002). Ces quadrats sont installés sur des zones alimentaires connues au préalable pour l'abondance de leurs ressources et des prédateurs de celles-ci. Ainsi, les densités d'oiseaux observées peuvent-elles être très hautes et ne pas correspondre à celles caractérisant l'occupation du site par l'ensemble des individus de l'espèce considérée.

Une autre méthode consiste à utiliser les effectifs hivernants d'un site et la superficie connue des zones potentiellement favorables. Elle fournit la meilleure valeur approchée, bien qu'elle nécessite une vérification préalable de la surface en raison des différences existant souvent dans les données descriptives selon les auteurs et les ouvrages consultés. Elle a été utilisée par TRIPLETT & MAILLO (2000) et MAHÉO & TRIPLETT (2001) afin de caractériser l'hivernage de l'Huîtrier pic *Haematopus ostralegus* et du Courlis cendré *Numenius arquata* en France.

Nous proposons ici une méthode basée sur l'analyse simultanée de la cartographie informatique et des dénombrements réalisés dans l'estuaire de la Seine. Elle concerne principalement quatre espèces de limicoles (Huîtrier pic, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, Courlis cendré et Bécasseau variable *Calidris alpina*) et d'autres espèces pour lesquelles le nombre de données permet juste la détermination de la densité, sans possibilité de relier celle-ci à différents facteurs de l'environnement. Pour le Tadome de Belon, une étude sur plusieurs années a déjà été réalisée par F. MOREL (GONM). Ce travail avait pour objet d'étudier les relations entre le benthos et les sites d'alimentation du Tadome de Belon (adultes et jeunes) sur la grande vasière nord (MOREL, 2001 et 2003). Il le fournit des données complémentaires au présent travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'estuaire de la Seine a été divisé en trois secteurs (la vasière nord, l'estran sabieux de Pennedepie, la moulière de Villerville). L'ensemble

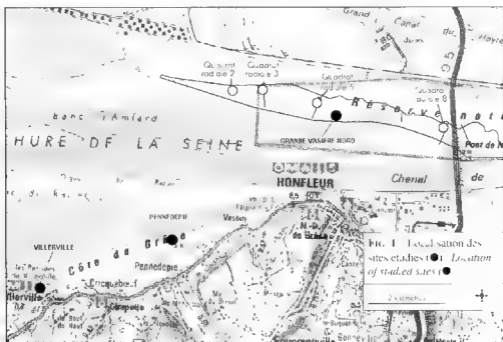


FIG. 1. Localisation des sites étudiés (●). Location of studied sites (●).

de ces secteurs est présenté par ailleurs (TRIPLET *et al.*, 2001). Ils intègrent des zones de comptages définies et invariables utilisées par chaque observateur du Groupe Ornithologique Normand et de la Maison de l'Estuaire (FIG. 1). La connaissance précise de la topographie de ces zones et des modalités du flux et du reflux de la marée, extraites de l'annuaire du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM), permet de déterminer les surfaces exondées selon le coefficient de la marée, l'heure de l'observation et la topographie locale.

Un logiciel (SIG) permet de superposer la cartographie des lieux de comptage aux couches bathymétriques. La densité est obtenue en divisant le nombre d'oiseaux observés de chaque espèce par la surface exondée théorique calculée.

Au cours des opérations de dénombrements, il est par ailleurs demandé aux observateurs d'effectuer une distinction entre les oiseaux en alimentation et ceux au repos.

RÉSULTATS

Nombre de données

Les données sont les plus nombreuses pour la vasière sur laquelle toutes les espèces étudiées ont été notées au moins une fois (FIG. 2). À Pennedepie, seules les quatre principales espèces étudiées (Huitrier pie, Courlis cendré, Bécasseau variable et Pluvier argenté) fournissent des données exploitables. Les deux premières sont rencontrées à Villerville.

Effectifs

Sur l'ensemble de l'estuaire, les effectifs des quatre principales espèces tendent à l'augmentation jusqu'en janvier. Ultérieurement la diminution des effectifs est très rapide (FIG. 3a).

Parmi les quatre espèces secondaires de limicoles, l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* présente des effectifs dépassant 200 individus au cours des mois de décembre à mars. Le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* compte un effectif moyen stable pendant pratiquement tout l'hiver. Les trois autres espèces présentent des effectifs faibles dominés par la présence de la Barge rousse *Limosa lapponica* en octobre et le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* en mars (FIG. 3b).

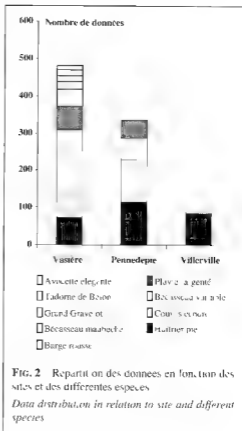


FIG. 2 Repartition des données en fonction des sites et des différentes espèces.

Data distribution in relation to site and different species.

Densités

L'Huitrier pie présente sa plus forte densité sur la moulière de Villerville avec 24 oiseaux par ha (FIG. 4). Sa densité totale atteint presque quatre oiseaux par ha à Pennedepie, tandis qu'elle n'est que de 1,53 ind./ha sur la vasière. La différence significative entre ces deux dernières valeurs ($t = 2,15$, $P < 0,05$) se retrouve dans les valeurs des densités prises par les oiseaux en alimentation ($t = 4,54$, $P < 0,001$) tandis que les densités d'oiseaux au repos sont pratiquement identiques ($t = 1,97$, $P = 0,05$) entre les valeurs de Pennedepie et de Villerville, $t = 1,28$ n.s. entre celles de Villerville et de la vasière.

Les densités de Pluvier argenté sur la vasière (0,48) ne sont pas significativement différentes ($t = 1,59$, n.s.) de celles notées à Pennedepie.

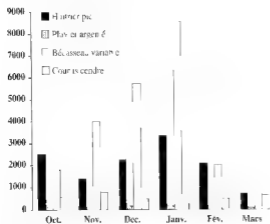


FIG. 3a Evolution des principales espèces de limicoles au cours de la période hivernale (Moyenne calculée sur les données des deux saisons hivernales 2001-2002 et 2002-2003)

Variations in numbers of dominant overwintering wader species (2001-02 and 2002-03 averages)

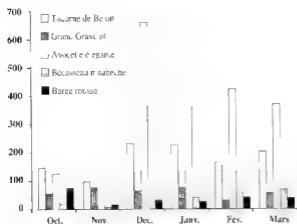


FIG. 3b Evolution des quatre espèces secondaires de limicoles et du Tadorne de Belon (Moyenne calculée sur les données des deux saisons hivernales 2001-2002 et 2002-2003)

Variations in number of four less abundant wader species and Eurasian Shelduck (2001-02 and 2002-03 averages)

(0,33). Néanmoins, il n'y a pas de Pluvier argenté au repos sur la vasière contrairement à Pennedepie.

Les densités de Courlis cendré sont identiques sur la vasière et à Villerville (respectivement 0,92 et 0,73, $t = 0,40$, n.s.) et entre Villerville et les 0,45 oiseaux par ha de Pennedepie ($t = 1,87$ n.s.). Par contre, elles diffèrent significativement entre la vasière et Pennedepie ($t = 3,14$, $P < 0,001$). La différence tient essentiellement aux valeurs des densités d'oiseaux en alimentation (0,23 ind/ha à

Pennedepie contre 0,67 ind/ha sur la vasière, $t = 5,6$; $P < 0,001$) tandis qu'aucune différence n'est notée entre les densités d'oiseaux au repos (0,22 ind/ha à Pennedepie contre 0,25 ind/ha sur la vasière).

Les densités de Bécasseau variable de la vasière (5,76) et de Pennedepie (4,33) ne diffèrent pas ($t = 1,04$, n.s.).

Les cinq autres espèces (FIG. 4b) fournissent des densités comprises entre 0,06 oiseaux/ha (Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*) et 0,65 oiseaux/ha (Avocette élégante).

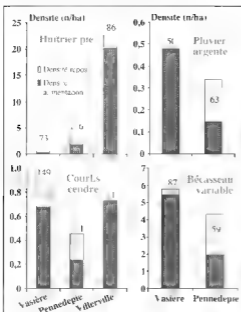


FIG. 4a – Evolution des principales espèces de limcoles au cours de la période hivernale (Moyenne calculée sur les données des deux saisons hivernales 2001-2002 et 2002-2003).
Variations in numbers of dominant overwintering wader species (2001-02 and 2002-03 averages).

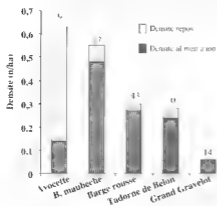


FIG. 4b – Densité (n/ha) des cinq autres espèces hivernant en estuaire Seine. Le nombre d'observations utilisé est également fourni.

Densities (n/ha) of five other overwintering species in the Seine Estuary. Number of records considered is also given.

Évolution de la densité au cours de l'hiver

Il n'existe pas d'évolution significative pour toutes les espèces et chacun des sites considérés. Pour trois des quatre principales espèces, une relation significative est observée entre les densités totales et le nombre de décades écoulées depuis le 1^{er} octobre (Fig. 5). Cette relation est positive pour l'Huitrier pie à Pennedepie ($r = 0.21$, $P < 0.05$, $d.f. = 114$), négative pour le Bécasseau variable à Pennedepie ($r = -0.27$, $P < 0.05$, $d.f. = 57$) et le Courlis cendré ($r = -0.35$, $P < 0.0001$, $d.f. = 147$) sur la Vasière.

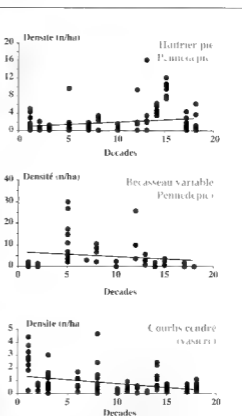
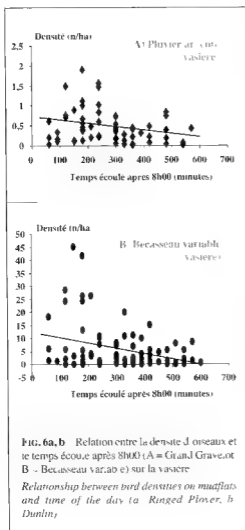


FIG. 5 – Evolution de la densité des trois principales espèces de limcoles au cours de l'hiver (décade 1 = première décade d'octobre).

Variations in density of the three dominant overwintering wader species per 10 day period (period 1 = 1st 10 days in October).

Évolution diurne des densités

Les densités de chacune des quatre principales espèces, analysées en fonction du temps écoulé après 8h00 du matin (pris comme référence comme étant au lever du jour), ne varient pas chez l'Huitrier pie ($r = 0,05$, n.s.) et le Courlis cendré ($r = -0,04$, n.s.). La densité d'oiseaux est par contre corrélée négativement avec le temps écoulé après 8h00 chez le Pluvier argenté ($r = -0,27$, $P = 0,031$, FIG. 6a) et le Becasseau variable ($r = -0,31$, $P = 0,0032$, FIG. 6b).



DISCUSSION

Densité de limicoles comparée avec d'autres sites

La densité cumulée de toutes les espèces étudiées dans le présent travail s'élève à 10,23 oiseaux par ha. Cette valeur figure parmi les plus élevées observées dans les baies et estuaires d'Europe de l'Ouest (TAB. I). Pour la France, elle se place très au-dessus de la valeur calculée en estuaire de la Somme à partir de surfaces de bafaciés déterminées par GPS et cartographie informatique (F. SUEUR & P. TRIPLETT, inédit) et seule la densité de SPITZ (1964) pour le littoral vendéen (principalement la Baie de l'Aiguillon et l'estuaire du Lay) fournit une valeur plus élevée. Les deux valeurs les plus élevées fournies par PRATIER (1981) correspondent à des sites de dimension inférieure à 100 ha. Cette simple donnée montre toute l'importance que revêt l'estuaire de la Seine pour de nombreuses espèces.

Densités de chaque espèce comparée à d'autres sites

A notre connaissance, peu de données de densités ont été publiées pour le Tarn de Belon. La comparaison entre les estuaires de la Seine et de la Somme (TAB. II) repose sur la très grande différence de densité dans les effectifs moyens de janvier très élevés sur ce second site.

Chez l'Huitrier pie, les valeurs obtenues en estuaire de la Seine par SIG sont comparables à celles qui trouvent leur origine dans des calculs effectif de janvier rapportés à la surface des zones estuariennes dégagées de végétation (F. SUEUR & P. TRIPLETT, inédit, QUÉNEC'HU, 1994), et sont à peine supérieures à la densité moyenne calculée sur différents estuaires de l'Hexagone (TRIPLETT & MAHÉO, 2000).

Par contre, les données obtenues par quadrats en estuaire de la Seine sont du même ordre de grandeur que celles caractérisant l'occupation de différentes moulrières des Pays Bas et du Royaume Uni ou des meilleurs gisements de Coques de l'estuaire de la Somme.

Le Pluvier argenté présente des densités très faibles, inférieures à 0,5 oiseaux/ha, mais qui sont du même ordre de grandeur que les 0,37 à 0,56 oiseaux/ha observés sur la partie maritime de la

réserve naturelle de Moeze-Oleron (BOILEAU & CORRE, 2003), valeur calculée sur des quadrats de 250 m de côté. À titre de comparaison, la densité en Baie du Mont Saint-Michel, est de 1 oiseau par ha (QUENEC'HEU, 1994). Sur le site de Teesmouth (Nord-Est de l'Angleterre), les densités de cette espèce sont comprises entre 0,66 et 1,52 oiseaux par ha (TOWNSHEND *et al.*, 1984) alors qu'en Afrique du Sud elle atteint 4 à 6 oiseaux par ha (TIRRELL, 1995). De manière générale, les densités sont donc toujours très faibles en liaison avec le mode d'alimentation des oiseaux dont la recherche à vue de proies mobilières nécessite un espacement des individus (BARBOSA, 1995; PIENKOWSKI, 1983).

Les densités de Courlis cendré calculées par SIG sont du même ordre de grandeur qu'en estuaire Somme ou sur la réserve de Moeze-Oleron. La valeur maximale approche les densités de la Baie du Mont Saint Michel. Les valeurs obtenues sur les

quadrats sont par contre proches de celles mesurées aux Pays Bas. L'analyse du tableau en fonction du mode de calcul, montre àinsi que l'estuaire Seine présente des densités élevées, comparativement, par exemple, aux valeurs faibles obtenues sur quadrats dans la réserve de Moeze-Oleron.

Les quatre à six Bécasseaux variables par ha sont à peine plus élevés que les 2,1 à 4,2 oiseaux par ha de la Baie du Mont Saint Michel (QUENEC'HEU, 1994). Cette valeur est également plus élevée que celle de l'estuaire de la Somme et est semblable à celles obtenues en Mer des Wadden sur des quadrats. L'analyse par quadrats fournit par contre, en estuaire de la Seine, une valeur moyenne calculée sur un mètre égale à 508 oiseaux par ha, ce qui place le site à un niveau très élevé. Cependant, ces données sont toujours ponctuelles, les oiseaux effectuant des mouvements incessants entre les différentes parties de la vaseuse.

TABLEAU I – Densités de limicoles (oiseaux par ha) en janvier sur quelques sites estuariens d'Europe

January wader densities (birds per ha) on some European estuaries

SITE	DENSITÉ	RÉFÉRENCE
Mer des Wadden (DK)	0,3	SMIT, 1982
Mer des Wadden (All)	1,7	SMIT, 1982
Foryd Bay (R.-U.)	2,5	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Westerschelde (PB.)	2,8	WOLFF, 1967
Estuaire Somme (F)	3,37	SUEUR & TRIPLETT, (inédit)
Mer des Wadden (P.B.)	3,4	SMIT, 1982
Inner Clyde (R.-U.)	4,1	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Mersey estuary (R.-U.)	4,1	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Kingsbridge (R.-U.)	4,4	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Grevelingen Estuary (PB.)	4,6	WOLFF, 1967
Ribble estuary (R.-U.)	4,7	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Estuaire du Tage (P)	5,0	RUFINO, 1984
Oosterschelde (P.B.)	5,1	WOLFF, 1967
Dee estuary (R.-U.)	5,3	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Lindisfarne (R.-U.)	6,3	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Exe estuary (R.-U.)	7,8	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Deben estuary (R.-U.)	10,2	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Estuaire Seine (F)	10,23	Présente étude
Stour estuary (R.-U.)	11,4	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Ventjager (P.B.)	11,8	HOCKEY <i>et al.</i> , 1992
Vendée (F.)	18,0	SPITZ, 1964
Plym Devon (R.U.)	30,9	PRATER, 1981
Roach Essex (R.U.)	49,4	PRATER, 1981

Le nombre d'oiseaux utilisant chaque estuaire dépend de différents facteurs, dont particulièrement la densité et la disponibilité des ressources alimentaires, ainsi que la superficie des zones alimentaires (PRATER, 1981). Cet auteur a mis en évidence le fait que la densité de limicoles était négativement corrélée à la surface des estuaires de l'Est de l'Angleterre. Cette étude menée à partir du calcul des surfaces sur des cartes n'intègre que la surface aux plus basses mers, ce qui permet de ne considérer que les densités les plus basses. Les données collectées en hivernage (généralement en janvier) dans différents milieux littoraux d'Europe (TAB. II) mettent en évidence la grande variabilité des données.

Pour deux espèces, l'heure du comptage apparaît déterminante dans la définition des densités. Celles de Pluvier argente et de Bécasseau variable diminuent ainsi la journée ce qui permet de suspecter une exploitation de différents milieux ou d'autres secteurs de l'estuaire.

TABLEAU II Valeurs de densités des principales espèces étudiées et comparaison avec les résultats des données publiées sur différents sites

Densities of dominant species and comparison with data published from elsewhere in Europe

ESPECE	SITE	DENSITÉ (N/HA)	TYPE DE MESURE	RÉFÉRENCE
Tadorne de Belon	Estuaire Seine	0,28	SIG	Présente étude
Tadorne de Belon	Estuaire Somme	2	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Huitrier pie	Estuaire Seine	1,53 – 3,95	SIG	Présente étude
Huitrier pie	Estuaire Somme	1,45	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Huitrier pie	Baie du Mont Saint Michel	0,54 – 1,09	Effectif/surface	QUÉNÉC'HOU, 1994
Huitrier pie	France	< 1	Effectif/surface	TRIPLETT & MAHÉO, 2000
Huitrier pie	Estuaire Seine	115	Quadrat	TRIPLETT <i>et al.</i> , 2003
Huitrier pie	Estuaire Somme	101	Quadrat	TRIPLETT, inédit
Huitrier pie	Mer des Wadden	90 – 100	Quadrat	ZWARTS, 1981
Huitrier pie	Mer des Wadden	78 – 258	Quadrat	DAAN & KOLNE, 1981
Huitrier pie	Estuaire de l'Eau (R-U)	219	Quadrat	ENS & GIBBS-CUSTARD, 1984
Huitrier pie	Oosterschelde (PB)	3,05 – 12,75	Quadrat	MERRE & KUYKEN, 1984
Pluvier argenté	Estuaire Seine	0,34 – 0,48	SIG	Présente étude
Pluvier argenté	Estuaire Somme	0,06	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Pluvier argenté	Mer de Oron	0,37 – 0,56	Quadrat	BOUTIER & CORRIE, 2003
Pluvier argenté	Baie du Mont Saint Michel	1	Effectif/surface	QUÉNÉC'HOU, 1994
Pluvier argenté	Oosterschelde (PB)	0,14 – 2,38	Quadrat	MERRE & KUYKEN, 1984
Pluvier argenté	Teesmouh (R-U)	0,66 – 1,52	Non précisé	TOWNSEND <i>et al.</i> , 1984
Pluvier argenté	Afrique du Sud	4 – 6	Non précisé	TRIPLETT, 1995
Courlis cendré	Estuaire Seine	0,36 – 0,92	SIG	Présente étude
Courlis cendré	Estuaire Somme	0,26	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Courlis cendré	Mer de Oron	0,2 – 0,5	Quadrat	BOUTIER <i>et al.</i> , 2002
Courlis cendré	Baie du Mont Saint Michel	1,21	Effectif/surface	QUÉNÉC'HOU, 1994
Courlis cendré	Estuaire Seine	2 – 8	Quadrat	TRIPLETT <i>et al.</i> , 2003
Courlis cendré	Oosterschelde (PB)	1,32 – 5,5	Quadrat	MERRE & KUYKEN, 1984
Barge rousse	Estuaire Seine	0,30	SIG	Présente étude
Barge rousse	Estuaire Somme	0,01	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Barge rousse	Oosterschelde (PB)	0,93 – 31,61	Quadrat	MERRE & KUYKEN, 1984
Bécasseau variable	Estuaire Seine	4,3 – 5,8	SIG	Présente étude
Bécasseau variable	Estuaire Somme	1,6	Effectif/surface	SUBER & TRIPLETT, inédit
Bécasseau variable	Estuaire Seine	508	Quadrat	TRIPLETT <i>et al.</i> , 2004
Bécasseau variable	Baie du Mont Saint Michel	2,1 – 4,2	Effectif/surface	QUÉNÉC'HOU, 1994
Bécasseau variable	Oosterschelde (PB)	1,38 – 4,94	Quadrat	MERRE & KUYKEN, 1984

CONCLUSION

La densité de Limcois en milieu estuarien peut être obtenue par deux méthodes très différentes. La première repose sur le nombre total d'oiseaux présents sur l'ensemble de l'estuaire et sur une connaissance cartographique précise, avec une précision accrue ces dernières années par utilisation de SIG. Elle permet de disposer d'éléments de comparaison entre sites faciles à manier, pourvu qu'avant toute conclusion d'autres acteurs de

l'environnement (qualité des sédiments, richesse et abondance des inventaires sur l'ensemble du site) soient pris en compte. L'utilisation du SIG pour déterminer la densité d'oiseaux dans l'estuaire de la Seine permet d'intégrer ce nombreux paramètres dont probablement le plus important le moment de la prise de données sur le terrain par rapport à la marée haute etc. Déterminer la surface disponible.

La seconde méthode s'applique surtout aux zones d'alimentation les plus régulièrement

attirées par les oiseaux mais sa détermination par quadrats ne prend en compte que des surfaces réduites et fournit des densités plus fortes car les quadrats sont souvent situés sur des zones très exploitées par les oiseaux. Elle constitue un des éléments d'analyse des relations prédateurs-proies et offre de nombreux avantages dans les études comportementales mais trouve ses limites dès lors qu'il s'agit de déterminer les surfaces nécessaires à la sauvegarde d'un effectif élevé d'oiseaux sur un site.

L'utilisation simultanée, en France, des deux méthodes sur les mêmes sites, devrait à terme permettre d'acquérir d'utiles renseignements sur les modalités d'exploitation des estuaires et fournir ainsi des arguments supplémentaires pour une gestion appropriée des populations de limules et des espaces qui les accueillent.

BIBLIOGRAPHIE

- BARROSA (A.) 1995 - Foraging strategies and their influence on scanning and flocking behaviour of waders. *J. Avian Biology*, 26: 182-186.
- BOHUAL (N.) & COORE (F.) 2003 - Densité hivernale et régime alimentaire du Puvier argente *Pluvialis squatarola* dans le Centre Ouest de la France. *Alcedo*, 71: 280-285.
- BOHUAL (N.), COORE (F.), DELAPORTE (P.) & SAULIARD (G.) 2002 - Feeding ecology of the Curlew *Numenius arquata* in Winter in Western France. *Wader Study Group Bull.* 99: 13.
- DAAN (S.) & KUIJNE (P.) 1981 - On the timing of foraging flights by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on tidal mudflats. *Neth. J. Sea Research* 15: 1-22.
- ENS (B.J.) & GOSS-CUSTARD (J.D.) 1984 - Interference among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*, on the Ewe estuary. *J. Anim. Ecol.* 53: 217-231.
- EVANS (P.R.), GOSS-CUSTARD (J.D.) & HALL (W.G.) 1984 - *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge, 331 p.
- HALL (W.G.) 1980 - *Waders*, Collins, London, 320 p.
- HICKLEY (P.A.), NAVARRO (R.A.), KALITA (B.) & VLAARD (C.R.) 1992 - The riddle of the sands: why are shorebird densities so high in southern estuaries? *Am. Nat.* 140: 961-979.
- MAHFO (R.) & TRUITT (P.) 2001 - Le Courlis cendré *Numenius arquata* hivernant en France: évolution des effectifs et modalités d'occupation de l'espace. *Alcedo*, 69: 1-8.
- MUKI (P.) & KUYKIND (J.) 1984 - Relations between the distribution of waders and the intertidal benthic fauna of the Oosterschelde, Netherlands. In: EVANS (P.R.), GOSS-CUSTARD (J.D.) & HALL (W.G.) *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, 57-68.
- MORI (F.) 2001 - *L'utilisation des vastures de l'estuaire de la Seine*.



- par le Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna* (Seine Maritime), Etude réalisée par le Groupe Ornithologique Normand à la demande de la Maison de l'Estuaire, 22 p. • MORRIS (F.) 2003 – L'habitat des oiseaux de l'estuaire de la Seine par le Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna* (Seine Maritime), Etude réalisée par le Groupe Ornithologique Normand à la demande de la DIREN Haute Normandie, 38 p.
- PIENKOWSKI (M. W.) 1983 – Changes in the foraging pattern of Plovers in relation to environmental factors. *Anim. Behav.* 31 : 244-264. • PRATTE (A. J.) 1981 – Estuary birds of Britain and Ireland. T & A. D. Poyser, 440 p.
 - QUELNECH (S.) 1994 – Répartition spatio-temporelle des limicoles en Baie du Mont Saint Michel. Thèse Doct. vétérinaire, Nantes, 128 p. + annexes.
 - RIMING (R.) 1984 – Autumn and winter numbers of waders in the Tejo estuary, Portugal. *Wader Study Group Bull.* 42 : 43-44.
 - SMIT (C. J.) 1982 – Wader and waterfowl counts in the international Wadden Sea area: the results of the 1981-1982 season. *Wader Study Group Bull.* 35 : 14-19. • SRIJZ (F.) 1964 – Répartition écologique des anatidés et limicoles de la zone maritime du sud de la Vendée. *Terre & Vie* 11 : 452-488.
 - TOWNSHEND (D. J.), DUGAN (P. J.) & PIENKOWSKI (M. W.) 1984 – The unsociable plover: use of intertidal areas by Grey Plovers. In EVANS (P. R.), GOSS-CUMMINGS (J. D.) & HALL (W. G.), *Coastal waders and waterfowl in winter*. Cambridge University Press, 140-159.
 - TRIPIETT (P.) 1994 – Stratégie alimentaire de l'Huitrier pie *Haematopus ostralegus* en Baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage*, 11 : 235-248.
 - TRIPIETT (P.), FAGOT (C.), AULIERT (C.), BESSIMPTON (C.), URBAN (M.), D. RILL (S. E. A. le V. dit), STELMAN (R.) & GOSS-CUMMINGS (J. D.) 2001 – Etude préliminaire aux variations de comportement de l'avifaune face aux nouveaux aménagements de Port 2000 dans l'estuaire de la Seine. SMACOPI, Maison de l'Estuaire, 126 p.
 - TRIBLE (P.) & MAHÉO (R.) 2000 – L'Huitrier pie *Haematopus ostralegus* hivernant en France: évolution des effectifs et modalités d'occupation de l'espace. *Alauda*, 68 : 109-122. • TRIPIETT (P.), SRIJZ (F.), FAGOT (C.), OGEL (E.) & DESPREZ (M.) 1999 – Responses de l'Huitrier pie *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en Baie de Somme: la Coque *Cerastoderma edule*. *Alauda*, 67 : 145-153.
 - TRIPIETT (P.), URBAN (M.), AULIERT (C.) & BOUCHITT (A.) 2003 – Exploitation des ressources alimentaires par trois espèces de limicoles, l'Huitrier pie *Haematopus ostralegus*, le Courcend्रे *Hyas arqua* et le Beccasse variable *Calidris alpina* dans l'estuaire de la Seine. *Cormoran* 13 : 31-42. • TURPIN (J. K.) 1995 – Non-breeding territoriality: causes and consequences of seasonal and individual variation in Grey Plover *Pluvialis squatarola* behaviour. *J. Anim. Ecol.* 64 : 429-438.
 - WOLFF (W. J.) 1967 – Watervogel telling in het gehele Nederlandse Deltagebied. *Limosa*, 40 : 216-225.
 - ZWARTS (L.) 1981 – Habitat selection and competition in wading birds. In SMIT (C. J.) & WOLFF (W. J.) (eds.) *Birds of the Wadden Sea*. Report 6 of the Wadden Sea Working Group.



ÉTUDE SUR LA DÉFENSE DU NID CHEZ LE FAUCON CRÉCERELLE *Falco tinnunculus*

Nicolas BOILEAL¹⁾ & Claire HOEDE¹²⁾



A.C. Zoonen

Study of nest defence by Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus*. Nest defence behaviour of Kestrel *Falco tinnunculus* was studied during 4 years in a sedentary population in western France. Nest defence was measured using 4 indices of observed defence behaviour by both parents during visits to nests (1 visit/week). Female defended the nest more intensively compared to the male each year and during each stage of breeding (incubation, chicks rearing). No differences were recorded in relation to age of the female and body condition (weight and size). No differences were found with regards to annual food abundance. Our results are

consistent with most available studies on parental investment in nest defence in raptors despite no apparent effect of food resource level.

Mots clés Faucon crécerelle, Défense du nid, Sexe, Reproduction

Key words Kestrel, Nest defence, Sex, Breeding

Le Bois Pécari, F-35450 Landevran
(n.boileau@coramail.com)

¹²⁾ 32 rue Guy Moquet F-91480 Quincy sous Senart

INTRODUCTION

De nombreuses espèces d'oiseaux développent des comportements de défense du nid (adultes et poussins) pendant la période de reproduction en particulier pour lutter contre la prédation (CLARK & WILSON, 1981). Cet investissement parental (TRIVERS, 1972) réduit le risque de prédation et

augmente la probabilité de survie de la nichée (GREG-SMITH, 1980; MONTGOMERY & WEAVERHEAD, 1988) tout en réduisant celles des parents par le risque d'être blessé ou prélevé (BARASH, 1975; CRO & RECHMANN, 1986). Plusieurs théories (RIDGWAY, 1989 et références) et de nombreuses études de cas ont montré que l'intensité de cette défense de la nichée variait positivement au

cours de la saison de reproduction (WEATHERHEAD, 1979, WINKLER, 1987), notamment en raison de l'impossibilité de se nicher en cas de perte de la nichée en fin de saison (BARASH *op cit*; ANDERSSON et al., 1980), mais également en fonction de la grandeur de la nichée (GRIG-SMITH, *op cit*; CARLISLE, 1985, TOLONEN & KORPIMAKI, 1995), de l'expérience des adultes (PUGESEK, 1983), du succès reproducteur (TOLONEN & KORPIMAKI, *op cit*; GARCIA, 2003), du niveau des ressources alimentaires (GOODMAN, 1979, CARLISLE, 1987, TOLONEN & KORPIMAKI *op cit*) et surtout de l'âge des jeunes "parental investment theory". Toutefois, d'autres études, en particulier chez les rapaces (faconiformes et strigiformes) ont contredit en partie ces théories (WALLIN, 1987, WIKLUND, 1990a, TOLONEN & KORPIMAKI, *op cit*). Chez ces espèces, le dimorphisme sexuel entre mâle et femelle (NEWTON, 1979, MUELLER & MEYER, 1985) prédispose la femelle, souvent plus forte, à la défense du nid (SNYDER & WILF, 1976; ANDERSSON & NORBERG, 1981) mais également par son investissement parental plus marqué (en temps passé au nid) en période d'incubation et d'élevage de la nichée (NEWTON, *op cit*; WIKLUND, *op cit*; VILLAGE, 1990). Cependant, d'autres études de cas ont donné des résultats contradictoires avec ce schéma général (références générales REDONDO, 1989) avec une défense plus marquée du mâle chez certaines espèces comme chez la Buse pattée *Buteo lagopus* (ANDERSSON & WIKLUND, 1987) ou le Faucon émerillon *Falco columbarius* (WIKLUND, *op cit*) ou bien peu de différences comme chez le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (TOLONEN & KORPIMAKI, *op cit*). Chez cette dernière espèce, une seule étude détaillée a été réalisée en Finlande par TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*) et les résultats obtenus ne répondent pas aux hypothèses générales sur ce sujet en particulier en raison, selon ces auteurs, de la grande variabilité environnementale de la zone étudiée soumise à des fluctuations marquées des ressources alimentaires. Dans cet article, nous nous proposons de présenter les résultats de l'étude de la défense du nid par le Faucon crécerelle en période de reproduction sur une population nicheuse considérée comme sédentaire avec une attention particulière au rôle des sexes dans ce comportement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude et population étudiée

La population étudiée se situe au sein de la Réserve Naturelle de Moeze (45°54 N, 01°03 W), Charente Maritime, sur la façade littorale du marais de Hiers Brolage. Le site d'étude, entièrement en polders, d'une superficie de 300 hectares se compose d'anciens marais salants et de prairies humides planes ainsi que d'un cordon dunaire fossile en périphérie du site protégé. L'ensemble de la zone est parcouru par un réseau de fossés avoisinant 35 kilomètres de longueur totale. Un pâturage bovin extensif (< 1 Unité Gros Bovin/ha) et ovin est réalisé sur la quasi totalité du site, essentiellement de mars à novembre. Au sein de la Réserve Naturelle, l'accès du public est strictement interdit ce qui confère au site une faible pression de dérangement (VAN DER ZANDE & VERSTRAEL, 1985).

Sur cette zone, la biologie de la reproduction du Faucon crécerelle est suivie depuis 1986 (BOILEAU, 1999) et un programme de marquage coloré, sous l'égide du C R B P O, est réalisé depuis 1999 sur les adultes et les poussins. La population fluctue entre 7 et 15 couples nicheurs selon les années depuis 1997. Les couples nicheurs se reproduisent essentiellement en nichoirs (82 % des cas) [n = 13 disponibles, dimensions 40 x 50 x 40 cm, hauteur 2 m en moyenne (1 m - 5 m) ou d'anciens nids de corvidés dans des haies de *Tamaris tamarix* sp].

Indices de défense du nid

Chaque couple nicheur est suivi, depuis l'installation jusqu'à l'envol des poussins soit une période allant de mars à juillet. Au cours de cette période, chaque nichoir occupé est visité une fois par semaine dans le but de recueillir des informations sur la biologie de la reproduction (date, grandeur de la ponte, date d'éclosion...), sur le régime alimentaire (recueil de pelotes BOILEAU, 2005) et à des fins de baguage.

De 2001 à 2004, au cours de ces visites, l'intensité du comportement de défense du nid de la part des adultes vis à vis de l'observateur (ANDERSSON & WIKLUND, 1987, REDONDO, 1989 pour des méthodes générales) a été notée systématiquement en utilisant des critères indirects (KNIGHT & TEMPLE, 1986a) regroupés en 4 indices

(contre 6 pour TOLONEN & KORMAKI, 1995) : 1 pas de présence des adultes sur le nid, 2. présence à proximité du nid (> 30 m) sans réaction agressive vis à vis de l'observateur ; 3: présence proche de l'observateur (10-30 m) avec démonstration agressive (cns d'alarme, survol) pendant tout ou partie de la durée de la visite et 4: présence proche (< 10 m) et agressivité maximale avec survol, alarmes et simulation d'attaques durant toute la durée de la visite.

La durée de la visite varie entre 5 et 30 minutes selon le stade de nidification. Les visites les plus longues ayant lieu lors du baguage des poussins et ou des adultes capturés au nid. Seul le comportement basé sur les 5 premières minutes a été noté lors des visites excédant cette durée. Lorsque plusieurs comportements sont successivement observés durant les 5 minutes, seule la classe "maximale" est retenue. Après une visite au nid, celui-ci est surveillé afin de limiter les risques éventuels de prédation jusqu'au retour d'un des deux adultes (entre quelques minutes et 1 heure pour les cas les plus extrêmes, souvent liés au baguage des adultes). Sur 80 couples visites, un seul abandon du nid a été observé mais ne semble pas directement lié à l'observateur mais au kleptoparasitisme exercé par un Milan noir *Milvus nigrans* sur les adultes.

Niveau des ressources alimentaires

Compte-tenu de la forte proportion de campagnols dans le régime alimentaire du faucon sur la zone d'étude (BOULBAI, 2005), l'évaluation des ressources alimentaires est basée sur le piégeage des micromammifères (piège de type INRA) en avril et en juin de chaque année à raison de 10 lignes de 5 pièges espacés de 2 mètres chacun. Ces lignes sont réparties sur l'ensemble de la zone d'étude et posées durant 24 heures. La valeur retenue est la densité moyenne de campagnols ramenée à 100 pièges (cumul avril et juin) [méthodes générales SPITZ *et al.*, 1974, BUTET & SPITZ, 2001].

Condition corporelle et âge des faucons

Le sexe et l'âge sont estimés à partir des colorations de plumage (VILLAGE, 1990) et des données de contrôles visuels des poussins bagués en couleurs les années précédentes. La condition corporelle est évaluée par la masse (mesurée en

période d'incubation) et la taille (mesure de l'aile pliée en mm).

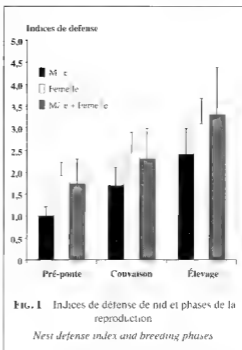
Les moyennes sont données \pm avec leurs écart types. Le niveau de significativité des tests est fixé à 0,05.

RÉSULTATS

Au total, de 2001 à 2004, ce sont 307 visites qui ont été réalisées portant sur 31 couples soit 9,9 visites \pm 5,4 par couple (extrêmes : 1-14). Au cours de ces visites, 301 données comportementales ont été relevées (9,8 \pm 4,9 par couple).

Défense du nid et stade de la reproduction

L'indice moyen de défense du nid augmente significativement au cours de la saison de reproduction pour le mâle (Wilcoxon test $T = 10$; $n = 18$, $P = 0,06$), la femelle ($T = 48$, $n = 31$, $P < 0,015$) ou les données associant les deux adultes ($T = 23$, $n = 12$, $P = 0,009$, FIG. 1). Durant toutes les phases de la nidification, l'indice de défense moyen est plus élevé chez la femelle que chez le



mâle (MANN-WHITNEY U-test: $U = 7.5$, $P = 0.02$, pré ponte: 1.9 ± 0.3 vs 1.0 ± 0.2 , $P < 0.05$; couvaison: 2.4 ± 0.4 vs 1.7 ± 0.5 , $P < 0.05$, élevage: 3.1 ± 0.1 vs 2.4 ± 0.6 , $P = 0.02$) mais n'est pas significativement plus élevé lors des défenses associant les deux adultes ($U = 6.1$; $P = 0.27$)

L'intensité de défense du nid ne varie pas en fonction de la date de ponte (KRUSKAL-WALLIS test, $H = 1.57$; $P = 0.4$) mais varie en fonction de la grandeur de la nichée ($H_{\text{nichée}} = 3.3$; $P < 0.05$) avec une plus forte défense de nid pour les couvées à plus forte grandeur de nichée. En phase d'élevage, cette tendance n'est pas significative chez les mâles ($H = 3.8$, $P = 0.15$). Aucune tendance n'est décelée en période d'incubation (grandeur moyenne de ponte 3.8 œufs, $n = 31$, $H_{\text{mâle}} = 7.2$, $P = 0.08$; $H_{\text{femelle}} = 4.5$; $P = 0.1$)

Défense du nid et variations annuelles

L'indice de défense ne varie pas significativement selon les années, en période d'incubation (KRUSKAL-WALLIS test: $H = 2.77$; $P = 0.34$; FIG. 2a) et en période d'élevage ($H = 4.1$; $P = 0.6$, FIG. 2b). Cette absence de variation interannuelle n'est pas liée au niveau de ressources alimentaires qui fluctuent au cours des 4 années d'étude (FIG. 3) avec une année à plus forte densité de campagnols

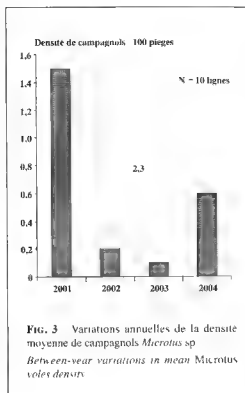


FIG. 3 Variations annuelles de la densité moyenne de campagnols *Microtus* sp.
Between-year variations in mean *Microtus* vole density

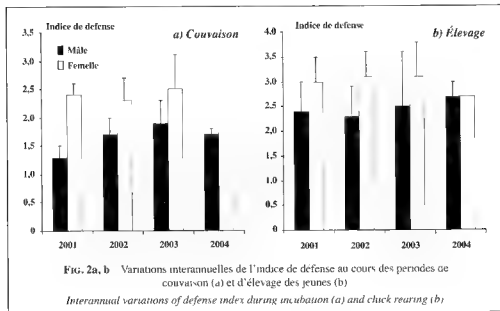


FIG. 2a, b Variations interannuelles de l'indice de défense au cours des périodes de couvaison (a) et d'élevage des jeunes (b)

Interannual variations of defense index during incubation (a) and chick rearing (b)

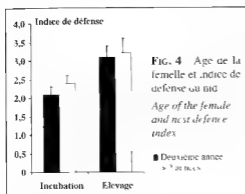


FIG. 4 Age de la femelle et indice de défense du nid
Age of the female and nest defense index

TABLÉAU I – Nombre de données de défense de nid recueillies (cumul des années)
Number of nest defense events recorded (pooled data all years)

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Total
Mâle	30	15	17	12	74
Femelle	31	75	40	27	173
Mâle + Femelle	20	15	7	12	54
Total	81	105	64	51	301

(2001) et 2 années à très faible niveau de ressources (2002, 2003). Toutefois, l'ensemble des densités des 4 années restent très faibles par rapport aux densités des années de population de campagnols (dernière année de référence 1999 avec une densité de 12,3, BOILEAU, non publié).

Défense de nid et caractéristiques individuelles

Aucune différence significative n'a pu être établie entre la condition corporelle des femelles (masse durant la période de couvaison et la longueur alaire) et l'indice moyen de défense du nid en phases d'incubation et d'élevage (corrélation de KENDALL : incubation $r_{\text{naïve}} = 0,09$; $P = 0,4$, $N = 12$ femelles, $r_{\text{ajustée}} = 0,03$, $P = 0,17$, $N = 15$ et élevage $r_{\text{ajustée}} = -0,08$, $P = 0,5$; $N = 15$). Le faible nombre de mâles capturés ($N = 4$) ne permet pas de donner une tendance. Aucune différence significative n'est observée entre l'âge de la femelle (catégories : deuxième année ou > 2 ans) et l'indice de défense du nid en périodes d'incubation et d'élevage (FIG. 4).

DISCUSSION

L'étude de la défense du nid pose de nombreux problèmes méthodologiques (KNIGHT & TEMPLE, 1986a, REDONDO, 1989) liés notamment à l'effet des visites successives ("revisitation hypothesis"). Cette hypothèse, étayée par de nombreuses études de cas (voir REDONDO, *op cit*), suggère que l'augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité de la défense du nid au cours de la saison n'est que la conséquence des visites au nid et des oiseaux qui réagissent positivement à la présence d'un prédateur potentiel en raison du "succès" de la défense effectuée contre celui-ci lors des précédentes visites (KNIGHT & TEMPLE, 1986b). Toutefois, d'autres études, n'incluant pas la visite au nid, ont souligné cette tendance à l'augmentation de la défense avec l'âge des poussins (LE KEMP, 1987, CURIO, 1987). Il est alors probable que ces deux effets s'ajoutent lors des expérimentations incluant les visites au nid (BRADWISCH, 1988, REDONDO, *op cit*).

Dans notre cas, la tendance à l'augmentation dans l'intensité de la défense du nid au cours de l'avancée de la saison est perceptible chez les deux sexes (FIG. 1). TOLONN & KORPIMÄKI (1995), dans leur étude sur la Crécerelle en Finlande, utilise une Martre des pins *Martes martes* naturalisée placée sur le nid pour évaluer les indices de défense. Ces auteurs ne notent aucune augmentation de l'intensité de défense du nid par le mâle et la femelle, ce qui suggère donc un effet déterminant du nombre de visites dans notre étude. Les réactions défensives semblent moins marquées chez les populations de Crécerelle anthropophiles (L. STREINNA, *com pers*), ce qui renforce la probabilité d'un effet des visites sur le comportement observé. De plus, les cris des poussins lors de leur manipulation pour le baguage entraînent également une réaction très agressive des adultes, ce qui renforce l'idée d'une augmentation "provoquée" de l'intensité de la défense en fin de nidification. La comparaison reste cependant difficile à réaliser dans la mesure où le type de prédateur (risque d'encours, expérience du prédateur, pression de dérangement (cas des humains BURGER & GIOCHIELLO, 1983) joue un rôle important dans la réponse défensive des adultes (GOTTFRIED, 1979). Dans notre cas le prédateur diffère avec celui de

l'étude finlandaise "humain" vs "marte" pour TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*). Néanmoins, les études incluant des visites au nid d'un observateur ne semblent pas avoir clairement été biaisées car elles suggèrent plutôt un effet suivant le sexe avec une agressivité supérieure chez le mâle (ANDERSSON & WIKLUND, 1987). À Moeze, la femelle réagit, quelle que soit la période de reproduction, plus intensément que le mâle, ce qui recoupe partiellement les données de TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*). Nos données s'accordent donc avec l'hypothèse générale d'un plus fort investissement parental de la femelle (BARASH, 1975, WEATHERHEAD, 1979, ANDERSSON *et al.*, 1980, KNIGHT & TEMPLE, 1986a, WALLIN, 1987) en raison de sa forte présence au nid et parce que l'effort parental du mâle est essentiellement investi dans l'approvisionnement en nourriture (VILAGE, *op cit*). Pour WIKLUND (1990b), chez le Faucon émerillon, ce sont les grandeurs de la ponte et de la nichée qui influencent le plus l'intensité de la défense de la femelle alors que la réponse défensive du mâle semble davantage dépendante de traits individuels mais ceci n'a pas été démontré chez la femelle de Crécerelle (TOLONEN & KORPIMAKI, *op cit*). À contrario, dans notre cas, un effet positif de la taille de la nichée sur l'intensité de la défense est perceptible uniquement en période d'élevage des jeunes chez la femelle. Par contre, les nicheurs plus précoces ne réagissent pas plus que les nicheurs plus tardifs alors que TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*) trouvent une relation positive chez le mâle en période d'incubation. WIKLUND (1990a) propose comme explication que le mâle contribue davantage à la défense en début d'incubation afin de limiter les risques de désertion de la ponte par la femelle ou parce que la femelle est plus lourde et donc moins agile (ANDERSSON & NORBERG, 1981). Toutefois, l'effet de la date de ponte est souvent masqué par l'effet de la disponibilité en ressources alimentaires qui déclinent avec l'avancée de la saison de reproduction et donc diminuent les probabilités de survie de la couvée (CARLISLE, 1982; WALLIN, 1987) ce qui peut modifier l'ajustement de la défense de la couvée par les deux adultes ou encore par le risque plus élevé de prédation en fin de saison de reproduction (BIERMANN & ROBERTSON, 1981, CURIO & ZIMMERMANN, 1984).

Aucune variation interannuelle n'a été détectée dans l'intensité de la défense, en dépit de variations dans le niveau d'abondance des proies, tout comme pour TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*). En revanche, l'intensité de défense – et donc les risques encourus – est plus forte chez la femelle en période de faible abondance en campagnols (TOLONEN & KORPIMAKI, *op cit*). Il est néanmoins probable que ces ressources alimentaires très faibles durant les 4 années de suivi à Moeze n'aient pas influencé nettement ce phénomène alors que la qualité des mâles semble plus déterminante dans les fréquences d'apports de proies et dans le succès reproducteur (BOLEAU, en prép.) avec une consommation importante d'insectes ou de lézards en faibles années d'abondance de campagnols (BOLEAU, 2005).

Peu de variations interindividuelles ont été notées chez les différentes femelles étudiées à Moeze alors qu'une forte variabilité individuelle est généralement décrite (WIKLUND, 1990b).

Comme pour TOLONEN & KORPIMAKI (*op cit*), aucune caractéristique biométrique ou de condition corporelle ne semble étroitement liée à la défense de nid, tout comme chez le Faucon émerillon (WIKLUND, 1990a). L'âge de la femelle (et donc son expérience) ne semble pas non plus déterminant dans la défense du nid malgré un faible échantillon. Cependant, les études détaillées sur ce point ont donné des résultats contradictoires (WALLIN, 1987; BRITFWICH, 1988) et semblent uniquement validées chez les espèces longévives (PLIGINSKY, 1983; MONTGOMERIE & WEATHERHEAD, 1988).

CONCLUSION

Notre étude semble conforter les principales théories (références REDONDO, 1989) sur la défense du nid comme l'augmentation de la défense au cours de la saison ou le plus fort investissement de la femelle. En revanche, l'importance de la nichée et la date de ponte ne semblent pas influencer l'intensité de la défense. Les différences observées avec l'étude détaillée de TOLONEN & KORPIMAKI (1995) en Finlande reposent probablement davantage sur des questions méthodologiques, et notamment sur le type de prédateur "utilisé", que sur des différences intraspécifiques marquées. L'influence de la sédentarité de notre population (mais avec un rapide

renouvellement des nicherseurs, BOUEAU, données non publiées), par opposition aux Crécerelles migratrices étudiées en Finlande (peu philopatrices) reste néanmoins à approfondir afin de mesurer l'influence de la prédictabilité de l'environnement sur la défense du nid chez l'espèce.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'ensemble des personnes de la Réserve Naturelle de Moeze-Oléron ayant contribué au travail de terrain sur le Faucon crécerelle parmi lesquels P. DELARUE, F. CORRE, C. CHALBARO, A. L. BRUCY, M. HOITHOFF, S. LIEVEUX, A. PICHON, R. DURAND, L. ROHLAND, D. DAVID, N. DELTUIS, C. THIEFFR, M. TELLIER, J. GAUTHIER, C. MILLIER ainsi que de nombreux bénévoles. Nos remerciements vont également à A. DOUMERET, J. SERROT, C. BAYOLA ET G. B. RENAULT pour leurs conseils, avis et encouragements, au C.R.B.P.O. pour l'autorisation de programme personnel (N.B.) et enfin à V. BRETAGNOLE pour l'encadrement scientifique du programme "Crécerelle". L. SIRENNA ET V. BRETAGNOLE ont accepté de relire une première version de ce manuscrit, qu'ils en soient vivement remerciés. L'étude sur le Faucon crécerelle et ses populations de micromammifères de la Réserve Naturelle de Moeze est financée par la Fondation Electricité de France en partenariat avec Réserves Naturelles de France (2001-2006).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON (M.), WIKLUND (C.G.) & RINDGREN (H.) 1980 - Parental defence of offspring: a model and an example. *Anim. Behav.*, 28, 536-542.
- ANDERSSON (M.) & NORBERG (R.A.) 1981 - Evolution of reversed sexual size dimorphism and role of partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.*, 15, 105-130.
- ANDERSSON (M.) & WIKLUND (C.G.) 1987 - Sex role partitioning during offspring protection in the Rough-legged Buzzard *Buteo lagopus*. *Ibis*, 129, 103-107.
- BARASH (D.P.) 1975 - Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the Alpine Accentor. *Wilson Bull.*, 87, 367-373.
- BIERMANN (G.C.) & ROBERTSON (R.J.) 1981 - An increase in parental investment during the breeding season. *Anim. Behav.*, 29, 487-489.
- BOUEAU (N.) 1999 - Note sur une densité remarquable de Faucon crécerelle *Falco tinnuncius* nicherseurs. *Ardea*, 65, 269-270.
- BOUEAU (N.) 2005 - Régime alimentaire du Faucon crécerelle *Falco tinnuncius* dans l'Ouest du marais de Brouage (Charente Maritime). *Ann. Soc. Sci. Nat. de Charente-Mar.*, 9, (5), 503-512.
- BREITWISCH (R.) 1988 - Sex differences in defence of eggs and nestlings by Northern Mockingbirds *Mimus polyglottus*. *Anim. Behav.*, 36, 62-72.
- BURGER (J.) & GOKHLE (M.) 1983 - Behavioural responses to human intruders of Herring Gulls (*Larus argentatus*) and Great black backed Gulls (*L. marinus*) with varying exposure to human disturbance. *Behav. Proc.*, 8, 327-344.
- BUTET (A.) & SPITZ (T.) 2001 - Campagnols cyclopes: un demi-siècle de recherches. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, 56, 353-372.
- CARLINE (T.R.) 1982 - Brood success in variable environments: implications for parental care allocation. *Anim. Behav.*, 30, 929-945.
- CARLINE (T.R.) 1985 - Parental response to brood size in a cichlid fish. *Anim. Behav.*, 33, 234-238.
- CLARK (A.B.) & WILSON (D.S.) 1981 - Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *Q. Rev. Biol.*, 56, 253-277.
- CIRIO (E.) & ZIMMERMANN (U.) 1984 - The defence of first and second broods by Great Tit (*Parus major*) parents: a test of predictive sociobiology. *Z. Tierpsychol.*, 66, 101-127.
- CIRIO (E.) & REICLMANN (K.) 1986 - Predator harassment implies a real deadly risk: a reply to Hennessy. *Ethology*, 72, 35-42.
- CIRIO (E.) 1987 - Brood defence in the Great Tit: the influence of age, number and quality of young. *Ardea*, 75, 35-42.
- GARCIA (J.T.) 2003 - Female investment in defence correlated with breeding success in Hen Harriers *Circus cyaneus*? *Bird Study*, 50, 142-145.
- GOODMAN (D.) 1979 - Regulating reproductive effort in a changing environment. *Am. Nat.*, 113, 735-748.
- GUTTHRIE (B.M.) 1979 - Antipredator aggression in birds nesting in old field habitats: an experimental analysis. *Condor*, 81, 251-257.
- GREIG-SMITH (P.W.) 1980 - Parental investment in nest defence by Stonechats (*Saxicola torquata*). *Anim. Behav.*, 28, 604-619.
- KILPI (M.) 1981 - Do Herring Gulls (*Larus argentatus*) invest more in offspring defence as the breeding season advances? *Orn. Fenn.*, 64, 16-20.
- KNIGHT (R.L.) & TEMPLE (S.A.) 1986a - Methodological problem in studies of avian nest defence. *Anim. Behav.*, 34, 561-566.
- KNIGHT (R.L.) & TEMPLE (S.A.) 1986b - Why does intensity of avian nest defence increase during the nesting cycle? *Auk*, 103, 318-327.

- MONTGOMERY (R D) & WEATHERHEAD (P J) 1988 Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Q Rev Biol*, 63: 167-187.
- MUELLER (H C) & MEYER (K) 1985 – Evolution of reversed sexual dimorphism in size. In JOHNSON (J F) *Current Ornithology* Vol II Plenum Press, New York.
- NEWTON (I) 1979 *Population ecology of raptors*. Poyser Berkhamstead, England.
- PERGISTE (B H) 1983 The relationship between parental age and reproductive effort in the Californian Gull (*Larus californicus*). *Behav. Ecol Sociobiol*, 13: 161-171.
- RILONDO (I) 1989 Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111: 161-195.
- SNYDER (N) & WILLEY (J W) 1976 Sexual dimorphism in rawks and owls of North America. *Ornithol Monograph*, 20: 1-96.
- SPRITZ (F), LELIAARD (H), POULIT (A) & DASSONVILLE (B) 1974 Standardisation des pièges en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Rev Ecol (Terre & Vie)*, 38: 564-578.
- TOLOFTEN (P) & KOPIMAKI (E) 1995 Parental effort of Kestrels (*Falco tinnunculus*) in nest defense: effects of laying time, brood size, and varying survival prospects of offspring. *Behavioral Ecology* 6 (4): 435-441.
- TRIVERS (R L) 1972 Parental investment and sexual selection. In CAMPBELL (B) (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago: 136-179.
- VILLAGE (A) 1990 – *The Kestrel*. T & A D Poyser, London.
- WALLIN (K) 1987 Defence of parental care in Tawny Owl (*Syrinx aluco*). *Behaviour* 102: 213-230.
- WEATHERHEAD (P J) 1979 Do Savannah Sparrows commit the Concorde fallacy? *Behav. Ecol Sociobiol*, 5: 373-381.
- WIKELUND (C G) 1990a The adaptive significance of nest defence by Merlin, *Falco columbarius*, males. *Anim Behav*, 40: 244-253.
- WIKELUND (C G) 1990b – Offspring protection by Merlin *Falco columbarius* females: the importance of brood size and expected offspring survival for defence of young. *Behav. Ecol. Sociobiol* 26: 217-223.
- WINKLER (D W) 1987 A general model for parental care. *Am Nat*, 130: 526-543.
- ZWANDER VAN DER (A N) & VERSTRAAL (T J) 1985 Impacts of outdoor recreation upon nest site choice and breeding success of the Kestrel, *Ardea*, 73: 90-99.



DONNÉES SUR L'HIVERNAGE DU FAUCON CRÉCERELLETTE *Falco naumanni* AU NIGER

Philippe PILARD¹, Tanguy CORVEILLER², Henri-Pierre ROCHE³ et Cyril GIRARD⁴

Data on overwintering Lesser Kestrels *Falco naumanni* in Niger. In January and February 2005 6,000 km were covered through the Sahel and Sudan climate zones of Niger looking for overwintering Lesser Kestrels. We recorded 380 birds in 8 different groups. Seven groups stayed between Keta and Maradi where the species had already been recorded in 2004 and one group was seen in

the Zinder area. Two preys were identified: an tree living grasshopper - *Anacridium melanorhodan* - and a land grasshopper - *Ornithacris cravansi*.

Mots clés. Hivernage, Niger, Faucon crécerellette, *Anacridium melanorhodan*, *Ornithacris cravansi*.

Key words. Wintering, Niger, Lesser Kestrel, *Anacridium melanorhodan*, *Ornithacris cravansi*.



PHOTO 1 Groupe de Faucons crécerellettes en chasse au-dessus d'un troupeau
Flock of Lesser Kestrels hunting over cattle

¹LPO Mission Rapaces, 26 avenue Alain Guigue, F-13104 Mas Thibert (philippe.pilard@wanadoo.fr)

²DEMA, Apdo 268, FS-06200 Almendralejo (demagrupa@wanadoo.es)

³LPO Aude, Ecluse de Mandrac, F-11100 Narbonne (aude@lpo.fr)

⁴Mas du Barret, Route de Port-Saint-Louis-du-Rhône, F-13200 Arles (cyg.girard@nfonie.fr)

INTRODUCTION

Les quartiers d'hivernage des populations du Faucon crécerellette se reproduisant en Europe de l'Ouest ne sont pas localisés précisément, la plupart des auteurs s'accordent pour les situer en Afrique de

l'Ouest alors que les populations d'origine plus orientale hiverneraient en Afrique australe (MOREAU, 1972). Deux missions de prospections ont été organisées au cours de ces deux dernières années. En 2004, un recensement des rapaces avait été réalisé dans trois pays d'Afrique de l'Ouest

(Burkina Faso, Mali et Niger) et avait permis de localiser plusieurs groupes de Faucons crécerelletes dans une région du Niger (PIARD *et al.*, 2004). En 2005, la mission avait pour objectifs de localiser plus précisément les secteurs d'hivernage au Niger, d'étudier les comportements, de déterminer les proies et d'identifier l'origine des individus.

MÉTHODOLOGIE

Entre le 10 janvier et le 9 février 2005, 6000 kilomètres ont été parcourus au Niger en zones soudanienne et sahélo-saharienne. Ce travail a été réalisé à l'aide d'un véhicule tout terrain, roulant à vitesse



PHOTO II - L'équipe a recherché des Faucons crécerelletes. *A team looking for Lesser Kestrels*

reduite. Les régions prospectées sont celles de Tahoua et de Maradi où des groupes d'oiseaux avaient été localisés en janvier 2004, ainsi que des régions plus éloignées : régions de Say, Tillabéri, Agades et Zinder. Différents habitats situés entre le 12° et 17° de latitude nord ont été traversés, du Sud au Nord : des savanes boisées, des zones cultivées, des savanes pâturées et des zones sub-désertiques. Localement, nous avons aussi traversé des plateaux latéritiques et des zones rocheuses.

RÉSULTATS

Huit groupes totalisant près de 386 individus ont été observés (voir TAB. I). Sept groupes ont été localisés le long de la piste menant de Kéita à Maradi via Dakoro, soit dans la même région qu'en janvier 2004 (PIARD *et al.*, 2004). Le huitième groupe a été observé à 25 kilomètres au Nord de Zinder, soit à 200 kilomètres à l'Est des précédents groupes. Le plus grand rassemblement a été observé à 25 kilomètres au Nord de Tibiri. Il y avait à cet endroit un total de 250 individus qui chassaient sur une superficie estimée à 5000 hectares. Ces différents groupes ont été observés dans les zones cultivées entre 13°40' et 14°50' de latitude nord, dans des champs de mil parsemés

TAB. I - Observations de Faucons crécerelletes au Niger en janvier et février 2005.
Lesser Kestrel records from Niger in January and February 2005

DATE	NOMBRE	COMPORTEMENT	HABITAT	PROIE	LOCALISATION
13 janvier	1	Posé	Culture de mil avec arbres	—	Piste de Tamaské à Kéita
15 janvier	48	Posés et chasse en vol	Culture de mil et jachères	Captures d' <i>Ornithaeris cravensis</i>	Piste de Kornaka à Tibiri
15 janvier	250	En chasse	Culture de mil et jachères	Captures d' <i>Ornithaeris cravensis</i>	Piste de Kornaka à Tibiri
16 janvier	6	Posés	Culture de mil et jachères	—	Piste de Sabo Machi à Darguè
17 janvier	1	En vol	Culture avec arbres	—	Piste de Kornaka à Tibiri
20 janvier	20	En chasse	Culture avec acacias	Captures d' <i>Anacridium melanorhodon</i>	Piste de Dakoro à Bouza
3 février	12	En vol	Culture et jachères	Présence d' <i>Ornithaeris cravensis</i>	Piste de Tanout à Zinder
6 février	40	En vol	Culture et jachères	Présence d' <i>Ornithaeris cravensis</i>	Piste de Kornaka à Tibiri

d'arbres ou des champs de mil en alternance avec des jachères herbacées

Ces groupes de faucons exploitaient deux principales proies : les essaims d'un criquet arboricole *Anacridium melanorhodon* et des concentrations d'un criquet terrestre *Ornithacris cravoisi*. Ces deux criquets sont de grande taille et mesurent entre 7 et 9 cm de longueur. Les faucons les capturaient en vol, puis les dépeçaient en les tenant dans leurs serres. *Anacridium melanorhodon* se reproduit dans la zone sahélienne et se regroupe en essaims denses dans les Acacias durant la saison sèche (LAUNOIS-LUONG & LECOQ, 1989). Ses bandes se déplacent la nuit et changent quotidiennement de place. Au cours du trajet, seulement 3 essaims différents ont été observés, en zone nord-sahélienne, à la jonction des zones pastorales et des zones cultivées. Le plus grand essaim rencontré couvrait plus de 400 hectares et rassemblait probablement plus d'un milliard de criquets, mais il n'était exploité que par 20 Faucons crécerellettes. Quant à *Ornithacris cravoisi*, il vit principalement en zone soudanienne, mais aussi dans quelques enclaves de la zone sahélienne (LAUNOIS-LUONG & LECOQ, 1989). Cette espèce a été observée en zone sud-sahélienne dans des secteurs cultivés qui présentaient de nombreuses jachères herbacées. Cette espèce y était présente en densité relativement élevée ; ainsi, nous avons noté une densité de 300 individus par hectare dans un secteur fréquenté par les faucons. Par contre, ce criquet semblait absent des zones pastorales et des zones plus intensivement cultivées.

Une autre proie fréquemment signalée dans la littérature est le Criquet pelerin *Schistocerca gregaria*. Les essaims de cette espèce n'étaient plus présents au Niger en janvier et février, compte tenu de son cycle biologique qui mène les essaims durant la saison sèche, de novembre à avril, vers le Sénégal, la Mauritanie et les pays du Maghreb (Maroc, Algérie) (DURANTON *et al.* 1987). Par contre, plusieurs habitants ont signalé l'avoir observé en septembre et octobre 2004. Un éleveur touareg de la région de Dukoro a même indiqué des traitements anti-acridiens aériens sur des pulvérisations au cours du mois d'octobre précédent. Il est probable que ce criquet, non observé durant notre séjour, ait été une des proies des faucons à leur arrivée dans leurs quartiers d'hivernage, à partir du mois d'octobre.

Alors que sur ses sites de nidification, les Faucons crécerellettes capturent principalement ses proies au sol à la suite d'un vol stationnaire, cette technique semble rarement utilisée dans les secteurs d'hivernage. En effet, les criquets sont capturés principalement en vol. Pour la capture d'*Ornithacris cravoisi*, les faucons s'associent souvent aux troupeaux de bovins et d'ovins dont les déplacements provoquent l'envol des criquets posés au sol ou cachés dans les hausses. Nous l'avons vu aussi s'associer aux Hérons garde-neufs *Bubulcus ibis* qui suivent les troupeaux et le 14 janvier 2005, 4 faucons chassaient au dessus d'un groupe de douze Cigognes blanches *Ciconia ciconia* qui poursuivaient également les criquets. Ces associations d'espèces facilitent la capture des criquets dissimulés dans la végétation arbustive. Les groupes de faucons en chasse que nous avons observés étaient très mobiles (tel un groupe se rassemblant ici à la faveur d'un troupeau qui se déplaçait vers un puits, puis le quittant pour rejoindre, à 2 ou 3 kilomètres, un autre groupe d'oiseaux en chasse).

Les faucons utilisaient une technique différente pour capturer le criquet arboricole *Anacridium melanorhodon* : certains individus venaient cueillir littéralement les criquets sur les branches des acacias où ceux-ci se regroupent en essaims denses, alors que d'autres profitaient de l'envol des criquets effrayés. Parfois, les faucons bénéficiaient du passage des hommes, tel ce Touareg sur son dromadaire qui provoquait l'envol des insectes.

La formation de dortoirs hivernaux chez la Crécerellette est bien connue en Afrique du Sud. Ceux-ci comptent souvent plusieurs milliers d'individus et ont des déplacements réguliers d'une année à l'autre (PIPLER & MARTIN, 2001). Au Niger, les oiseaux ont été suivis jusqu'à la nuit, sans observer aucun dortoir, les faucons se rassemblaient parfois en groupe de quelques individus pour dormir dans un bouquet d'arbres, mais il n'y avait aucun "dortoir" notable. Cela est probablement une conséquence de leur mobilité qui ne les incite pas à former des dortoirs fixes.

Diverses espèces de rapaces ont été observées autour des points d'eau où ils venaient se désaltérer : Aigles bottés *Hieraaetus pennatus*, Busards pâles *Circus macrourus*, Busards cendrés *Circus pygargus*, Busards des roseaux *Circus aeruginosus* et même des Faucons crécerellettes *Falco*

immuralis, mais aucun Faucon crécerellette. Ces derniers trouvent probablement suffisamment de matière hydratée dans les criquets consommés.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Ces observations restent partielles puisqu'elles ont été réalisées en janvier et février, alors que les arrivées des faucons ont probablement lieu dès le mois d'octobre. Cependant, elles confirment que le Faucon crécerellette est une espèce très gregaire dans ses quartiers d'hivernage, difficile à localiser du fait de la taille relativement réduite de la population d'Europe occidentale, de l'immensité de l'Afrique sahélo-saharienne et du regroupement des individus en bandes parfois importantes. C'est également une espèce très mobile qui semble pouvoir s'adapter très rapidement à des variations locales voire régionales des disponibilités alimentaires. Toutefois, en 2004 et 2005, l'espèce a été contactée dans la même région du Niger, ce qui montre une certaine fidélité à certains lieux et à certains habitats probablement plus favorables que d'autres.

L'espèce recherche les fortes densités de criquets de grande taille, cependant nous avons traversé très peu de zones abritant de nombreux criquets. Il est probable que le surpâturage qui affecte l'ensemble des milieux a un impact très négatif sur l'abondance des Orthoptères. Localement, la présence de jacières dans les cultures semble être un facteur bénéfique.

Par ailleurs, compte tenu de l'importance des programmes de marquage en Europe de l'Ouest (Espagne, France, Portugal), un des objectifs était de découvrir l'origine des individus hivernants au Niger grâce à la lecture de bagues lisibles à distance. Cet objectif n'a pas été atteint. Du fait de l'extrême difficulté à observer des individus posés et de l'absence de concentration de l'espèce en un point fixe (dortoir, point d'eau), nous n'avons contrôlé que

très peu d'individus (25 qui étaient non bagués). À l'avenir, la pose de balises Argos, pourrait être un moyen pour découvrir l'origine des individus et appréhender plus précisément l'ampleur des déplacements de l'espèce à travers l'Afrique.

En définitive, ces prospectives ont apporté des résultats encourageants, mais nos connaissances sur les caractéristiques des quartiers d'hivernage demeurent restreintes, bien que cette espèce y passe plus de la moitié de son cycle vital. Il serait intéressant de déterminer la répartition des faucons et des sites proies à d'autres époques de l'année, notamment à la fin de la saison des pluies, période correspondant à la descente migratoire des faucons.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la Fondation NATURE & DÉCOUVERTE pour son soutien financier sans lequel ce travail n'aurait pas été possible.

BIBLIOGRAPHIE

- DURANTON (J.F.), LAUNOIS (M.), LAUNOIS-LONG (M.H.), LECOQ (M.) & RACHADI (T.) 1987 - *Guide antécédent du Sahel*. Ministère de la Coopération et CIRAD-PRIFAS. Paris.
- LAUNOIS-LONG (M.H.) & LECOQ (M.) 1989 - *Vade-mecum des criquets du Sahel*. Ministère des Affaires étrangères et CIRAD-PRIFAS. La Haye.
- MORILLAS (R.E.) 1972 - *The Palearctic African Bird Migration Systems*. Academic Press. London & New York.
- PIJBLER (D.) & MARTIN (R.) 2001 - El Cernícalo primilla en África. Migración, estados de conservación y peligros. In *Biología y conservación del Cernícalo primilla*. Madrid. • PIJBLER (P.), THOMAS (J.-M.), & RONDEAU (G.) 2004 - Données sur l'hivernage du Faucon crécerellette *Falco naumanni* en Afrique de l'Ouest. *Alauda*, 72 : 323-328.

APPEL AUX OBSERVATEURS : Compte tenu du faible nombre de données publiées dans la littérature ornithologique, nous recherchons toutes les observations anciennes ou récentes du Faucon crécerellette en Afrique de l'Ouest. Merci de contacter la Ligue pour la Protection des Oiseaux / programme Faucon crécerellette (missionrapaces@lpo.fr)

NOTES

3702: NOUVELLES OBSERVATIONS DE FAUCONS CRECERELLETES *Falco naumanni* DANS LEUR QUARTIER D'HIVER EN AFRIQUE DE L'OUEST (SÉNÉGAL)

Two flocks one of them involving several dozen of birds) of overwintering Lesser Kestrels Falco naumanni were recorded on 13th and 14th January 2005 near Kaolack in Senegal in the westernmost part of West Africa

Lors d'un voyage ornithologique effectué en compagnie de M. NIEDERBERGER, E. et G. SANA et G. TROCHARD entre le 9 et le 22 janvier 2005 au Sénégal, nous avons observé, à deux reprises des vols de Faucons crécerelletes *Falco naumanni*. Le 13 janvier, il y avait plusieurs dizaines voire quelques centaines d'individus volant au-dessus d'une savanne sèche faiblement arborée à une trentaine de km au sud de Kaolack, une ville située au centre-ouest du pays (environ 14° N - 16° W). Plusieurs individus ont été vus dépeçant au vol des criquets maintenus dans leurs serres, une cinquantaine d'autres étant au repos au sol sur les parties dénudées d'un chott. L'espèce a été observée en compagnie de deux autres rapaces, le Milan noir *Milvus migrans (parvus)* et l'Elanion nauclier *Cheucticus ricourtii* également attirés par les criquets. La seconde observation a été réalisée le 14 janvier, non loin de là, près du village de Missira (Sine-Saloum) avec cette fois-ci seulement une vingtaine d'individus vue dans les mêmes conditions en quête de criquets. Il y avait donc manifestement des concentrations de Faucons crécerelletes dans cette région.

Ces observations viennent compléter celles données et déjà publiées pour ce pays dans lequel ont été signalées quelques petites bandes regroupant jusqu'à plusieurs dizaines d'individus en janvier dans diverses régions, l'espèce y étant surtout connue comme de passage au printemps (par exemple, des milliers d'individus le 18 février 1958 près de Richard-Toll

dans l'extrême-Nord) (THOLLAY, 1977 - MOREL & MORIT, 1990). Nos observations viennent aussi en complément des individus observés en janvier 2004 près de Tahoua dans le Sud-Est du Niger (PIARD *et al.*, 2004). Elles montrent, mais ce n'est pas nouveau, l'inféodation en hivernage de cette espèce à la présence de criquets. Ces hivernages dans l'extrême-Ouest de l'Afrique tropicale concernent sans doute les oiseaux nicheurs du Maghreb ainsi que ceux de la Péninsule ibérique (4000-5000 couples en 1989 MARTI & DEL MORAL, 2003) et de la France méditerranéenne. En Afrique du Nord, au Maroc (THIVENOT *et al.*, 2003) et en Algérie (ISENMANN & MOALLI, 2000), l'espèce arrive à partir de la mi-janvier et en février, ce qui pourrait expliquer les concentrations d'individus en janvier non loin des limites méridionales du Sahara. Les populations d'Europe orientale et celles d'Asie centrale hivernent, elles, plutôt de l'Afrique orientale à l'Afrique australe (MOREL, 1972).

BIBLIOGRAPHIE

- ISENMANN (P.) & MOALLI (A.) 2000 - *Oiseaux d'Algérie Birds of Algeria* SFOF Paris.
- MARTI (R.) & DEL MORAL (J.C.) 2003 - *Atlas de las aves reproductoras de España* SLO B.rnL.f.e., Madrid.
- MOREL (R.E.) 1972 - *The Palearctic African Bird Migration Systems* Academic Press, London & New York.
- MOREL (G.J.) & MORIT (M.Y.) 1990 - *Les Oiseaux de sergentine* Orstom Editions.
- PIARD (P.), THIOLLAY (J.M.) & ROUSSEAU (G.) 2004 - Données sur l'hivernage du Faucon crécerellette *Falco naumanni* en Afrique de l'Ouest. *Atuda*, 12, 323-328.
- THIVENOT (M.), VERNON (R.) & BERGER (P.) 2003 - *The Birds of Morocco* BOU Checklist No. 20.
- THIOLLAY (J.M.) 1977 - Distribution saisonnière des rapaces diurnes en Afrique occidentale. *L'Oiseau et R.F.O.* 47, 253-294.

Pau. ISENMANN
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive
du CNRS (UMR 5175),
1919 route de Mende,
F-34293 Montpellier cedex 05

3703: REPRODUCTION TARDIVE D'UN COUPLE DE FAUVETTE À TÊTE NOIRE *Sylvia atricapilla* EN CORSE

A case of Autumnal breeding of Blackcap in Corsica (Western Mediterranean). We report on the late breeding of a pair of Blackcap in Corsica. It constitutes one of the rare autumn records in Europe: rearing of young took place during the second week of September.

Les observations furent réalisées sur la commune d'Ortoloro en Haute-Corse à la fin de l'été 2004. Dans un fond de thalweg humide, le site (480 m d'altitude) est une ancienne châtaigneraie (*Castanea sativa*) avec des taillis bas colonisés dans les parties les plus ouvertes par des Bruyères arborescentes (*Erica arborea*) et des ronces (*Rubus* sp.). Un nid, identifié comme celui d'une Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), la femelle et ayant été observée couvant ses œufs, fut trouvée sans recherche particulière. Précisons cependant que l'auteur de la découverte (JP) possède une bonne habitude pour trouver les nids de passereaux forestiers. La séquence des observations a été la suivante: le nid contenait deux œufs le 21 août, trois œufs le 24 août, trois jeunes (dont les yeux étaient fermés) le 5 septembre et trois jeunes (avec les tuyaux des remiges déjà bien développés) le 11 septembre. Il était vide le 19 septembre. L'oiseau semble vraisemblable que les jeunes se soient envolés le 17 ou le 18 septembre étant donné que le nid paraissait intact, ne laissant pas penser qu'il y ait eu une prédation des poussins.

L'histoire de ce couple est inconnue et nous ignorons si la reproduction observée faisait suite à une première reproduction ou à une ponte de remplacement. Bien que nous soyons par 42°25' de latitude nord, les oiseaux locaux ne sont pas spécialement précoces pour leur reproduction, les espèces forestières étant même plus tardives qu'en Europe continentale. Un travail basé sur le contrôle de 25 nids de Fauvette à tête noire, réalisé en grande partie dans la même zone géographique, a indiqué que la ponte intervenait de la deuxième semaine d'avril à la première semaine

de juillet avec une date moyenne de ponte durant la troisième semaine de mai (PIACENTINI & THIBAUT, 1991). Il s'agit donc bien de la date connue la plus tardive trouvée en Corse. Cependant, on peut s'interroger sur le fait que jusqu'à maintenant ces nids ont fait objet de recherches du mois d'avril au mois de juin, mais jamais durant la période estivale. Si le phénomène n'avait pas été signalé, personne ne songerait à chercher des nids à cette saison alors que les Fauvettes à tête noire chantent actuellement tous les mois de l'année sur le littoral en Corse (ainsi qu'à l'étage de végétation sapraméditerranéen) (obs. pers.).

Ailleurs en Europe, des cas de reproduction à la fin de l'été ont été exceptionnellement signalés aussi: Allemagne du Nord, Brandebourg, Suisse et septembre (Allemagne orientale, Italie du Nord, Belgique) (GLITZ VON BLITZHEIM & BÄUER, 1991). En revanche, dans les îles du Cap Vert où se trouve une population géographiquement isolée, la Fauvette à tête noire se reproduit d'août à juin, avec deux périodes plus actives (septembre-novembre et février-mars) (HAZVOFF, 1995).

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier Paul ISLIMANN pour nous avoir transmis et traduit des informations bibliographiques.

BIBLIOGRAPHIE

- GLITZ VON BLITZHEIM, L. N. & BÄUER, K. M. (1991) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 12. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- HAZVOFF, C. J. (1995) *The Birds of the Cape Verde Islands*. An annotated checklist. B.O.U. Checklist N° 13. British Ornithologists Union, Tring.
- PIACENTINI, J. & THIBAUT, J. C. (1991) Données sur la reproduction de quatre passereaux "forestiers" en Corse. *Alauda*, 59, 155-162.
- THIBAUT, J. C. & BONACCORSI, G. (1999) *The Birds of Corsica*. An annotated checklist. B.O.U. Checklist N° 17. British Ornithologists Union, Tring.

Joseph PIACENTINI & Jean-Claude THIBAUT
Parc naturel régional de Corse
Rue Major Lambroschini, B.P. 417
F-20184 Ajaccio cedex
jnc.thibault@aol.com

3704: NIDIFICATION DU FULIGULE NYROCA *Aythya nyroca* ET DE L'ÉCHASSE BLANCHE *Himantopus himantopus* EN ZONE SAHARIENNE (EI GOLÉA, ALGÉRIE)

Breeding of Ferruginous Duck Aythya nyroca and Black winged Stilt Himantopus himantopus at El Golea (Algerian Sahara). First breeding evidence for both species were recorded in 2004 at this Saharan Oasis. At the same site, breeding was also proven for Little Grebe Tachybaptus ruficollis, Ruddy Shelduck Tadorna ferruginea, Common Coot Fulica atra, Eurasian Reed Warbler Acrocephalus scirpaceus and suspected for Little Bittern Ixobrychus minutus and Marsh Harrier Circus aeruginosus.

Une mission effectuée du 24 au 28 avril 2004 par deux d'entre nous (A.B., A.M.) avait pour but d'évaluer la richesse ornithologique de la zone humide de l'oasis d'El Golea (30° 25'N, 2° 75'E, Sahara algérien) dans le cadre de la préparation de la fiche de classement de ce site en zone humide d'importance internationale de la convention de RAMSAR. Cette zone est composée d'une partie en eau douce (garâat) et d'une autre salée (sebkha). La partie douce qui nous intéresse plus particulièrement ici est constituée d'un ensemble de plans d'eau interconnectés et séparés entre eux par une végétation en mosaïque de tamaris (*Tamarix*), de phragmites (*Phragmites*), de typhas (*Typha*), de scirpes (*Scirpus*) et de joncs (*Juncus*). Nous y avons trouvé la reproduction de plusieurs espèces d'oiseaux d'eau comme le Grebe castagneux *Tachybaptus ruficollis*, le Tadorne casarca *Tadorna ferruginea*, le Fuligule nyroca *Aythya nyroca*, la

Gallinule poule d'eau *Gallinula chloropus*, la Foule que macroule *Fulica atra*, l'échasse blanche *Himantopus himantopus* et la Rousserolle étiarvate *Acrocephalus scirpaceus* de même que nous y avons soupçonné celle du Bongrius nain *Ixobrychus minutus* et du Busard des roseaux *Circus aeruginosus*. Nous y avons aussi noté la présence d'une dizaine de Grebe à cou noir *Podiceps nigricollis* et de 7 Fuligules milouins *Aythya ferina* à une date bien tardive pour n'être que de simples hivernants. La nidification du Grebe castagneux, de la Foule que macroule et de la Gallinule poule d'eau est d'ores et déjà connue de nombreuses zones humides du Sahara (HIM DE BALSAC & MAYA, D. 1962, DUPUY, 1966, ISENMANN & MOALI, 2000). La nidification de quelques autres espèces mérite d'être commentée car elle n'est pas banale en cette partie du Sahara septentrional.

• **Tadorne casarca *Tadorna ferruginea*** Nous avons observé 150 individus ainsi qu'une nichée de 13 poussins âgés d'une semaine. En Algérie, l'espèce est surtout connue du Nord-Ouest de la zone saharienne qui forme sans doute un ensemble avec les populations nichées du Maroc (VIELLIARD, 1970, THILVENOT *et al.*, 2003). La présence à El Golea suggère que sa distribution est beaucoup plus générale et s'étend aussi au Nord-Est du Sahara algérien formant ainsi la jonction avec sa présence plus à l'Est encore dans le Sahara tunisien (ISENMANN *et al.*, 2005). L'observation de poussins fin avril s'inscrit dans le cadre connu d'une période de reproduction débutant chez cette espèce en janvier-février en zone saharienne (VIELLIARD, 1970).

• **Fuligule nyroca *Aythya nyroca*** Nous avons recensé un total d'environ 500 individus dont environ 200 couples. Pour certains d'entre eux, la reproduction est déjà largement avancée puisque nous avons noté 3 nichées comprenant respectivement 3, 5 et 8 poussins âgés d'une semaine. Les pontes de ces oiseaux remonteraient donc au début de la deuxième quinzaine de mars : des dates relativement précoces (en tout cas pour les reproducteurs les plus avancés) puisque les congénères nichant dans le Nord-Est de l'Algérie (A. BOUMELHUR in ISENMANN & MOALI, 2000) et en Tunisie (H. AZAFZAF in ISENMANN *et al.*, 2005) déposent leurs pontes entre fin avril à début mai, et ceux plus septentrionaux de l'Europe orientale et d'Asie centrale entre mi-mai et mi-juin (BACER & GÜNTZ VON BLOTZHEIM, 1969). La nidification de ces individus en plein Sahara pourrait être un fait nouveau, elle peut être mise en relation avec le dynamisme récent de l'espèce dans l'Est du Maghreb. Rappelons que des effectifs estimés à 550 600 couples nichent dans le Nord-Est de



l'Algérie (ISENMANN & MOALI, 2000) et qu'environ 80 couples nichent au total ont été recensés en Tunisie (ISENMANN *et al.*, 2005). Dans ce dernier pays, des preuves de nidification ont été établies depuis la fin des années 1990, du Nord jusqu'à la région de Douz Kébili aux confins septentrionaux du Sahara. L'espèce semble donc avoir colonisé récemment certaines zones humides sahariennes qui, rappelons-le, sont situées entre les principaux quartiers d'hiver de l'espèce en Afrique tropicale (delta intérieur du Niger au Mali, la Tchad...) et les grands centres de nidification dans le Nord-Est du Maghreb méditerranéen (le Sud de l'Europe orientale et l'Asie centrale (HAGEMELER & BLAIR, 1997, pour une synthèse, cf. PLUCK *et al.*, 2003).

• Échasse blanche *Limantopus limantopus*

Présence d'environ 200 individus dont 30 couvant sur leurs nids. En Afrique du Nord, l'espèce niche régulièrement en zone méditerranéenne mais peu de preuves de nidification ont été publiées jusqu'ici pour la zone saharienne (Sahara occidental et Tafilélt au Maroc (HEIM DE BALSAC & MAYALD, 1962, THÉVENOT *et al.*, 2003), Biskra en 1970, Ouargla en 1982 et tentativement à Tougourt en 1974 en Algérie (ISENMANN & MOALI, 2000), région de Douz Kébili en 2001-2002 en Tunisie (ISENMANN *et al.*, 2005).

• Rousserolle effarvée *Acrocephalus scirpaceus*

Une présence maintenant ancienne est attestée en période de reproduction (mi-mai) mais sans preuve de nidification pour El Golea (E. HARBERT in HEIM DE BALSAC & MAYALD, 1962). Nous avons entendu de nombreux chantements lors de notre visite et vu des individus portant des proies : la reproduction était donc en cours. Le fait que l'espèce passe encore (et chante) en mai dans les zones humides sahariennes a toutefois laissé planer un doute sur une éventuelle reproduction mais les observations de reproduction à Oued Massa (30° N) au Maroc atlantique (THÉVENOT *et al.*, 2003) ont déjà conforté des reproductions en zone saharienne. Toujours au Sahara, de forts soupçons existent également pour les zones humides autour de Douz Kébili en Tunisie (ISENMANN *et al.*, 2005).

Pour les deux espèces suivantes, le Blongris nam une dizaine de couples dont plusieurs mâles chan-

teurs) et le Basard des roseaux (un couple présent en permanence) : la nidification reste à rechercher. D'une façon générale, la reproduction actuelle de nombreuses espèces au Sahara mériterait d'être mieux documentée.

Notons pour terminer que nous n'avons pas observé de Sarcelle marbrée *Marmaronetta angustirostris* lors de notre mission alors qu'un couple avec 8 poussins a été observé par B. CHAÏARI en juin 2004 à Ouargla à 300 km au Nord-Est d'El Golea. La nidification en zone saharienne en Algérie n'étant pas vraiment connue jusqu'ici pour cette espèce alors qu'elle a récemment été prouvée pour le Sahara tunisien et plus anciennement de à pour le Sahara marocain (THÉVENOT *et al.*, 2003). Au vu de ces observations, les zones humides du Sahara algérien méritent à l'avenir que des prospections n'y restent pas limitées aux saisons de passage et d'hivernage.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Fonds Mondial pour la Nature/WWF, Campagne Eaux Vivantes, Genève, Suisse qui nous a fait bénéficier d'un soutien financier et MM. Oud Ahmed YOUSSEF de la Conservation des Forêts de Ghazania et Ahmed SKA de l'Association pour la Science et l'Environnement qui nous ont accompagnés et assistés dans nos sorties. Merci aussi à B. CHAÏARI pour ses observations à Ouargla.

BIBLIOGRAPHIE

- DUMY (A.) 1966 – Liste des oiseaux rencontrés en hiver au cours d'une mission dans le Sahara algérien. *L'Oiseau et R.F.O.*, 36 : 131-144.
- HAGEMELER (W.J.M.) & BLAIR (M.J.) 1997 – *The FRCC Atlas of European Breeding Birds*. Poyser, London.
- ISENMANN (P.), GAULTIER (T.), FÉHILLI (A.), AZAFAT (H.), DIENSI (H.) & SMART (M.) 2005 – *Oiseaux de Tunisie Birds of Tunisia*. S.E.O.I., Paris.
- ISENMANN (P.) & MOALI (A.) 2000 – *Oiseaux d'Algérie Birds of Algeria*. S.E.O.F., Paris.
- PETKOV (N.), HUGHES (B.) & GALLAGHER (L.) 2003 – Ferruginous Duck. From Research to Conservation. *Conservation Series* N° 6. BirdLife International, 144 p.
- THÉVENOT (M.), VERNON (R.) & BERGER (P.) 2003 – *The Birds of Morocco*. B.O.U. Checklist N° 20.
- VILLIARD (J.) 1970 – La distribution du Casarca roux *Turdus ferrugineus*. *Alauda*, 38 : 87-125.

Amel BOUMELBET*, Aissa MOALI** & Paul ISENMANN***

*Direction Générale des Forêts, Chemin Doudou Mokhtar, Ben Aknoun, Alger (Algérie)

**Laboratoire d'Écologie et Environnement, Université de Bejaia, DZ-06000 Béjaia (Algérie)

***Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175) 1919 Route de Mende,

F-34293 Montpellier cedex 05 (France)

REVUE DE PRESSE

Objectifs 2010 pour la convention sur la biodiversité. *The convention on biological diversity's 2010 target* Andrew Balmford et 27 al. *Science* 2005, 307, 212-213. En 2002, les représentants de 190 pays ont reconnu implicitement la valeur de la biodiversité au sommet de Johannesburg en adoptant un objectif fort de réduction significative du taux de destruction de la diversité biologique pour 2010. Comment se donner les moyens d'atteindre un tel objectif, alors que la biodiversité est loin d'être complètement décrite et que les mécanismes de son fonctionnement, en interactions avec les processus géo-chimiques et géo-physiques, sont encore mal compris ? Les auteurs de l'article proposent de considérer un certain nombre d'indicateurs, comme ceux du "UK wild bird index", adopté par le gouvernement britannique comme critère d'évaluation du succès des politiques de protection de l'environnement. Un panel d'experts représentant 15 pays, travaillant sur la mise au point d'une liste d'indicateurs à partir de cette base, a cependant conclu que si 18 indicateurs déjà sélectionnés donnaient des informations utiles, ils laissaient des vides substantiels dans ce qui devrait conduire à la compréhension des pertes de biodiversité. Les experts appellent à la création de modèles plus élaborés, et à une tentative d'intégration des facteurs socio-économiques et géo-chimiques/physiques dans la liste d'indicateurs à considérer. Une liste de nouveaux indicateurs est proposée, qui s'efforce de mieux tenir compte des mécanismes de destruction et de mieux décrire les processus. Cependant, l'accent très fortement mis sur la nécessité de développer des indicateurs stratégiques qui n'a pas été totalement satisfaisante en matière de foresterie, ne donne pas l'impression d'une volonté de développer de nouvelles procédures potentiellement plus satisfaisantes. P. B.

Reconnaissance de l'odeur du partenaire chez un oiseau antarctique *Partner specific odor recognition in an Antarctic seabird* Francesco Bonadonna et Gabrielle A. Nevitt. *Science* 2004,

306, 835. Les procellariiformes ont un bon odorat, ils nichent en colonies et sont monogames, formant des couples durables. Chez plusieurs espèces à reproduction hypogée, i.e. a été vérifiée que les oiseaux reconnaissent leur terrier à son odeur. Cette étude établit l'existence d'une reconnaissance olfactive du partenaire chez le Prion de la Désolation *Pachyptila desolata*. La recherche a été effectuée sur la colonie de l'Île verte, appartenant à l'archipel des Îles Kerguelen. Dans une première expérience, les oiseaux ont été confrontés à un choix entre leur odeur ou celle d'un autre individu de la colonie. Caneusement, les oiseaux se sont très majoritairement orientés vers l'odeur de l'autre individu. En revanche, 17 oiseaux sur 20 ont préféré l'odeur de leur partenaire à celle d'un autre individu de la colonie. Ces résultats démontrent à l'évidence que le Prion de la Désolation est capable de reconnaissance olfactive individuelle, en particulier vis-à-vis de son partenaire, ce qui pourrait constituer la base de la reconnaissance olfactive du terrier. P. B.

Conséquences du déclin des oiseaux sur les écosystèmes. *Ecosystem consequences of bird declines*, Cagan H. Sekercioglu, Gretchen C. Daily, et Paul R. Ehrlich, *PNAS*, 2004, 101, 18043-18047. Pour évaluer les conséquences de l'extinction des oiseaux sur les écosystèmes, les auteurs ont construit et comparé des bases de données sur le statut des espèces d'oiseaux d'une part, et sur les rôles des oiseaux dans le fonctionnement des écosystèmes d'autre part. La compilation des données disponibles montre que 21 % des 9916 espèces d'oiseaux sont plus ou moins menacées d'extinction et que ce taux s'élève à 41 % pour les espèces restreintes à un seul habitat. La destruction des habitats est évidemment un facteur très important, mais la moitié des espèces menacées le sont pour d'autres raisons. Les espèces insulaires sont particulièrement vulnérables. Près de 7 % des espèces d'oiseaux sont fonctionnellement éteintes, et ne contribuent plus de manière significative au fonctionnement de leurs systèmes écologiques. Les

espèces herbivores, piscivores et les charognards seraient en moyenne plus menacés que les frugivores et les omnivores. Les auteurs ont effectué des projections pour 2100, qui prévoient que 6 à 14 % des espèces d'oiseaux seraient éteintes et que 7 à 25 % ne joueraient plus un rôle significatif au sein de leurs habitats. Il est assez difficile de mesurer les conséquences de l'extinction d'une espèce, ainsi si une autre espèce assure des fonctions similaires, cette extinction ne peut avoir que des conséquences limitées. Cependant, il apparaît que pour de nombreuses espèces, le recouvrement fonctionnel avec d'autres est très limité. Ainsi, le déclin des espèces qui pollinisent les fleurs ou qui dispersent les graines peut conduire à l'extinction de certaines plantes qui entraînent à leur tour, d'autres extinctions. Le travail des auteurs suggère que cet aspect pourrait être essentiel pour le statut d'espèces végétales économiquement importantes et pour la re-colonisation de milieux dégradés. Il est encore plus délicat d'estimer l'impact du déclin d'espèces piscivores, insectivores ou de l'extinction des charognards. Cependant, il est déjà clair en Inde que la quasi disparition des vautours a entraîné une augmentation des populations de rats et de chiens de rue, avec les risques évidents associés. Cette étude générale, pour préoccupante qu'elle soit, ne concerne que les oiseaux et pourrait donner une vision trop optimiste de la situation, dans la mesure où les autres classes d'espèces, notamment de vertébrés, sont probablement encore plus menacées (reptiles, batraciens...).

P. B.

Oiseaux, ils voient dans un autre monde

Frédéric Vladyslav *Science et Vie*, n° 1049 Février 2005.- Depuis les années 1970, les ornithologues savent que la plupart des oiseaux possèdent non seulement, comme l'homme, une vision trichromatique (dans le bleu, le vert et le rouge) mais voyaient également dans l'ultra violet et passaient ainsi dans la dimension quadrichromatique. Celle-ci échappant complètement à l'humain dont le cerveau peut difficilement reai-

ser ce que voit l'Oiseau, n'encouragea pas aussitôt, les recherches en ce domaine. Toutefois, depuis les années 1995-1996, les avancées technologiques ont permis la mise en œuvre d'appareils (particulièrement d'un spectrophotomètre couplé à un ordinateur portable) qui ont été aussitôt utilisés par les comportementalistes. Selon le biologiste John ENDLER, il était maintenant possible de mesurer oh combien, la perception des couleurs et en particulier le rôle des UV étaient fondamentaux pour les oiseaux. Depuis 10 ans en effet, le développement de travaux s'y rapportant est croissant et a permis déjà d'appréhender certains comportements ignorés jusqu'ici. Ont été mis en évidence le rôle attractif des UV dans l'urne des proies ou sur les fruits lors de la quête alimentaire, - l'intervention de ce rayonnement dans le choix du mâle par la femelle au cours des parades nuptiales (BENNETT & CHILL, 1996, chez le Diamant mandarin et travaux plus récents sur la Mésange nonnette aux Pays-Bas), la reconnaissance par ce biais, d'espèces ou sous-espèces jumelles (BIELEWIS, 2004, cf. Revue de Presse, *Alauda* 1/2005), le rôle des UV durant l'élevage de la nichée (HEEB, 2004). À ce dernier, éco-chologiste suisse, nous devons la démonstration que chez l'Étourneau sansonnet, les poussins les mieux nourris par leurs parents étaient ceux dont les commissures du bec et même la peau réfléchissaient au mieux, les UV. Plus encore, ce chercheur a découvert une corrélation entre le degré de réflectance du poussin dans l'UV et l'intensité de sa réponse immunitaire. Le poussin le plus réactif à ces radiations, "considéré" par ses parents comme celui le plus apte à la meilleure condition corporelle serait même "sélectionné" et dès lors le mieux nourri! Ce terrain passionnant va susciter au doute, un élan de recherches dans les années qui viennent et si l'auteur de l'article rapidement analysé ici, ne cite en détail aucune référence bibliographique, il suffira de consulter les volumes du *Zoological Record* de ces dix dernières années pour en être, si besoin était, persuadé.

R. D.

Pierre BOUTINOT
97 rue de la Santé
F-75013 Paris

R. DAMERY
4 rue Jean Cottin
F-75018 Paris

3706 : HOMMAGE : Ernst MAYR (1904-2005)

Avec Ernst MAYR qui s'est éteint jeudi 3 février 2005 à son domicile de Bedford, Massachusetts disparaît le dernier monstre sacré de l'évolution du XX^e siècle, "le dernier survivant de l'âge d'or de la synthèse évolutive" comme il se définissait lui-même et que certains nomment le "Darwin du XX^e siècle". Il faut dire que ce grand biologiste, gardien du temple de l'orthodoxie darwinienne fut avec Theodosius DOBZHANSKY et George GAYLORD SIMPSON, un des artisans de la "nouvelle synthèse" ou "théorie synthétique de l'évolution" brillamment popularisée par Julian HUXLEY (*Evolution: The Modern Synthesis*, ALLEN & UNWIN, 1942). Cette construction qui intègre la génétique mendélienne au paradigme darwinien de l'évolution par sélection naturelle et qui, bien qu'il la considérait comme "innée avec", constitue le socle sur lequel se fonde la biologie évolutive moderne. Comme le fit remarquer Stephen JAY GOLDBERG, l'apport de MAYR à la biologie est certainement l'une des contributions scientifiques majeures du XX^e siècle. D'abord ornithologue de terrain avant de théoriser sur les problèmes de l'espèce et de la spéciation, le cheminement intellectuel de MAYR mit le rôle de la géographie au cœur de ses réflexions sur l'origine des espèces et déboucha sur son ouvrage fondateur publié en 1942 "Systematics and the origin of species" Columbia University Press. L'auteur, qui fut à l'origine du concept biologique de l'espèce, introduisit et défendit ces concepts de spéciation peripatryque et allopatryque dont l'importance est aujourd'hui unanimement reconnue même s'il existe d'autres mécanismes de spéciation. Ce chercheur et penseur ne se départit jamais d'un enracinement dans le concret, illustrant ses idées par des exemples très souvent pris chez les oiseaux qu'il considérait comme "un tremplin vers l'inconnu" comme il le dit un jour, tant ces animaux contribuèrent à la construction de nouvelles théories en biologie et furent mis à contribution pour tester des hypothèses de recherche. La contribution scientifique d'Ernst MAYR s'étend sur plus de trois quarts de siècle. Elle commença avec une première publication en 1923 sur l'observation d'un canard rare à l'époque, la Nette rousse, en Saxe, et se poursuivit sans interruption jusqu'à la fin puisque son dernier livre "What Makes Biology Unique? Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline" fut publié un mois après son centième anniversaire. Mais en sélection par le grand ornithologue allemand Erwin STRESEMANN qui remarqua ses talents, Ernst MAYR fit ses études en Allemagne, soit sa thèse à Berlin en 1926, à l'âge de 21 ans, puis, un peu comme Darwin,



Jane Ross

réalisa ce qu'il appela "la grande ambition de sa jeunesse" en participant comme jeune ornithologue à la fameuse expédition WHITNEY dans le Pacifique sud, notamment en Nouvelle Guinée et dans les îles Salomon, où il récolta plus de 3000 spécimens d'oiseaux entre 1928 et 1930. Après avoir mis en peau chacun de ces oiseaux, ce que les ornithologues de l'époque faisaient en un tour de main, l'en consommait ces chairs, ce qui lui fit dire avec humour qu'il devint à la fin le plus d'oiseaux de paradis que n'importe qui d'autre. Son œuvre est riche de plus de 600 articles et d'une vingtaine de livres dont plusieurs furent traduits en français, notamment son *Histoire de la biologie* (Hayard, 1989) et *Darwin et la pensée moderne de l'évolution* (Odile Jacob, 1993). Il s'intéressa aussi à la philosophie et à l'histoire de la biologie. À cet égard, ses écrits reflètent non seulement des avancées techniques et conceptuelles majeures en biologie de l'évolution mais aussi une vision originale et pénétrante des implications philosophiques des faits et théories relatifs à l'évolution organique.

MAYR se considérait comme systématiste, spécialiste dont il était fier et qui l'amena à devenir bien plus d'espèces d'oiseaux que tout autre ornithologue de son temps. Il fut conservateur de la fameuse collection Reichenow (280000 spécimens) au département d'ornithologie du Musée American d'Histoire Naturelle de New York avant d'être nommé "Alexander Agassiz Professor" à l'Université de Harvard à partir de 1953 et jusqu'à sa retraite en 1975. MAYR était un homme de conviction qui domina la scène de la biologie évolutive depuis les années 1940, n'hésitant pas à répondre aux controverses et polémiques, à défendre âprement ses idées mais il le faisait toujours avec l'extrême courtoisie d'un homme fondamentalement généreux.

Jacques BLONDET

Pour compléter cet hommage rendu par Jacques BIGNOFF, il nous a paru intéressant de présenter ici la traduction française d'un dernier article publié par cet éminent savant et qui en révèle l'étonnante personnalité. Cet article est paru en allemand dans la revue ornithologique de Bavière, pays qui l'a vu naître le 5 juillet 1904 (MAYR, 2004). Il y revieut sur un épisode de sa vie de collectionneur d'oiseaux qui n'a cessé de se tracasser au point de devoir publier cette mise au point en réponse à une aimable interpellation de STEINHILMER (2004).

La protection de la nature et le Râle de Forbes de Nouvelle-Guinée.

Dès ma plus tendre enfance, je fus un protecteur enthousiaste de la nature. Ma quatrième publication (MAYR, 1924) fut consacrée à ce thème : "Mesures pour la protection de l'Oulard barbu *Ous tarda*". Les mesures préconisées reposaient sur un inventaire des Oulards barbues de la Saxo à l'Est de l'Elbe. Pour ce faire, au premier printemps de l'année 1924, j'avais parcouru en long et en large à vélo toute l'aire de distribution connue à la recherche de l'espèce et j'y avais recensé le nombre d'individus pour chaque commune.

C'est, qui a lu l'article de STEINHILMER (2004) sur ma collection de Râle de Forbes *Rallina forbesi dryas* (MAYR, 1931) paru dans le numéro d'août de la revue "Ornithologischer Anzeiger" rapportant entre autres le nombre élevé d'individus collectés par moi dans le Nord-Est de la Nouvelle-Guinée, a ressenti le conflit non résolu entre ma passion pour la protection de la nature et mon activité de collectionneur. Comment un ami de la nature en est-il arrivé à prélever 43 individus de ce rare espèce rare de râle ? Les lignes qui suivent tentent de répondre à la question soulevée par F. STEINHILMER.

Dans mes relations avec les chasseurs indigènes, j'avais inventé un système de monnaie en papier avec lequel je payais les oiseaux rares (de nombreux bécots, jusqu'à dix par individu collecté), les oiseaux communs n'obtenant aucune rétribution. Lors des comptes, le nombre de billets pouvait ensuite être échangé contre une hache, un couteau ou des tissus. Grâce à ce système, j'avais déjà acquis quelques *Rallina* dans les montagnes visitées auparavant. J'avais annoncé que chaque individu collecté de *Rallina* serait fortement rétribué par dix billets, lorsque je commençai, à collecter dans les montagnes de Saruwagedj. A ma grande surprise, je reçus 6 ou 8 *Rallina* dès les premiers jours, ce qui m'amena immédiatement à supprimer cette forte récompense. Mais

usqu'à ce que ma nouvelle décision soit connue dans cette région montagneuse reculée, 35 individus de *Rallina* étaient déjà arrivés sur ma table de préparation. Que faire ? C'eût été un crime de jeter ces oiseaux, de sorte que tous furent naturalisés et furent partie de ma collection. Au final, 43 peaux de ce râle "rare" ont ainsi été préparées.

Mais comment ces chasseurs avaient-ils réussi à collecter en si peu de temps autant d'individus de cette espèce apparemment rare ? Ce mystère avait mûri et révélé par les indigènes. Leur histoire m'apparut d'abord si invraisemblable que je n'arrivais à la croire. Mais je pus bientôt me rendre compte par mes propres yeux de la veracité de leurs propos. En effet, les Râles de Forbes construisent un nid pour le repos nocturne dans les hautes ou les arbres bas. Ces nids consistent principalement en mousses et en feuilles sèches. Plusieurs râles passent la nuit dans un tel nid. Collecter plusieurs râles en même temps ne posait de ce fait aucun problème. Il suffisait discrètement de trouver de tels nids.

C'est l'histoire à cet épisode amusant. Peu après mon arrivée à Finschhafen, était également arrivé le célèbre collectionneur d'oiseaux ROLAND H. BECK, qui s'était rendu célèbre par sa collection d'oiseaux des Galapagos et d'oiseaux de mer. Lui aussi, s'était rendu dans ces montagnes. Après quelques mois de prospections, il était retourné comme moi à Finschhafen. Nous avions déposé nos oiseaux pour qu'ils sèchent au sol. Chacun était évidemment curieux de connaître ce que l'autre avait collecté. BECK m'invita à inspecter sa collection et fut fier avec raison d'un certain nombre de séries d'espèces. En dernier lieu, il me montra le joyau de sa collection, un exemplaire de Râle de Forbes. Je fus tenté de l'informer de cette espèce, j'en avais 43 individus dans ma collection, mais comme je ne voulais pas gâcher sa joie, je finis par marmotter que j'avais également collecté ce râle pour ensuite passer rapidement à l'évocation d'autres espèces.

Le Râle de Forbes a été un exemple intéressant pour évaluer des méthodes très différentes de prélèvement. BECK, sans aide des indigènes, avait collecté comme un chasseur traditionnel. Collecter dans ces conditions ne serait-ce qu'un individu de *Rallina* tenait ainsi de sa vraie prouesse. Moi-même, je n'avais pas tué un seul individu du Râle de Forbes, ils m'avaient tous été apportés par les Papous. Toute ma vie, j'ai ressenti comme une gêne à propos de cette grande série de râles et par conséquent n'en avais pas indiqué le nombre dans mon récit d'expédition (MAYR, 1931). J'ai bien entendu constaté que *Rallina forbesi dryas* ne pouvait pas être rare, sinon je n'en aurais pas obtenu autant.

d'exemplaires sur une aussi petite superficie, les Papas n'ayant rêvé comment on pouvait trouver ce rôle sans même être un chasseur. Finalement, ce qui m'importait le plus, c'était que les effectifs du Rôle de Forbes n'avaient pas été menacés à long terme.

REMERCIEMENTS

Un grand merci à Robert PFEIFFER, rédacteur de la revue "Ornithologischer Anzeiger" la revue des ornithologues de Bavière et de Bade-Wurtemberg pour nous avoir autorisé à publier cette traduction. à Jürgen HÄRTER pour la photographie et à Marie-Cécile RAYOT pour son aide précieuse dans sa préparation.

BIBLIOGRAPHIE

- MAYR (E.) 1924 - Massnahmen zum Schutz der Trappe (*Otus tarda*). Mittheilungen Landesverein Sachsen der Heimatschutz Dresden, 13 : 298-302.
- MAYR (F.) 1931 - Die Vögel des Sarawaged- und Hertzgebirges (NO Guinea). Mittheilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin, 17 : 639-723.
- MAYR (F.) 2004 - Naturschutz und die Wukale von Neuguinea. Ornithologischer Anzeiger 43 : 215-216.
- STEINMAYER (F.) 2004 - Ernst Mayr und die Nymphentia (in *Kalnia forbesi* divya - eine ornithologische Anekdote aus Neuguinea. Ornithologischer Anzeiger 43 : 93-100).

Philippe INMANN
Centre d'Écologie Fonctionnelle et
Évolutive du CNRS (UMR 5175),
1919 route de Mende
F-34293 Montpellier cedex 5



les de France

**UN CADEAU UTILE
À OFFRIR, UN OISEAU
PRÉCIEUX À S'OFFRIR**

LE GUIDE VERT DES OISEAUX DE FRANCE
de Jean-Claude Chantelat
Préface de Pierre Nicolau-Guillaumet
Postface d'Allain Bourrain-Dubourg

**350 espèces traitées
Plus de 300 pages
des photos couleurs**

**Prix Jacques Lacroix
de l'Académie
Française**

**UN GUIDE POUR
MIEUX CONNAÎTRE
ET IDENTIFIER
EFFICACEMENT
TOUS LES OISEAUX
DE FRANCE**

La 10ème édition de ce
guide est remise à jour
des dernières
données
qui en fait un
ouvrage

SOLAR

OISEAUX D'ALGÉRIE

A. Moali & P. Isenmann

332 pages, 115 photographes, 210 cartes

Ce livre bilingue Français-Anglais est avant tout une liste commentée des 406 espèces d'oiseaux (dont 213 sont nicheuses) recensées jusqu'en 1999 en Algérie, qui est le deuxième plus grand pays d'Afrique. Cet ouvrage fournit des informations sur les principaux paysages rencontrés, un catalogue des espèces d'oiseaux, une analyse biogéographique des oiseaux nicheurs et situe la place de ce pays dans le système des migrations palearctiques et transsahariennes. La liste commentée donne les détails disponibles sur le statut, la phénologie, la répartition, l'habitat et la reproduction des différentes espèces. Le livre s'achève sur une importante bibliographie et un index des localités géographiques.

36,60 € (plus frais de port)

A commander à MNHN-SEOF, Case postale 51-55 rue Buffon,
F-75231 Paris cedex 05

OISEAUX DE TUNISIE

P. Isenmann et collaborateurs

432 pages, 130 photographies, 150 cartes

Ce livre bilingue Français-Anglais est avant tout une liste commentée des 335 espèces d'oiseaux (dont 193 sont nicheuses) signalées jusqu'en 2004 en Tunisie. Il fournit des informations sur les principaux paysages rencontrés, un catalogue des espèces d'oiseaux, une analyse biogéographique des oiseaux nicheurs et la place du pays dans le système des migrations palearctiques et transsahariennes. La liste commentée donne des informations sur le statut, la phénologie, la distribution, l'habitat et la reproduction des différentes espèces. Le livre s'achève sur une importante bibliographie et un index des localités géographiques.

38,80 € (plus frais de port)

A commander à MNHN-SEOF, Case postale 51-55 rue Buffon,
F-75231 Paris cedex 05

OISEAUX DU MAGHREB

Claude Chappuis

4 CD et livret bilingue de 68 pages (with English texts)

OISEAUX D'AFRIQUE (Volume I)

Ces quatre premiers disques compacts traitent des oiseaux du Sahara, du Maghreb, des Canaries et des îles du Cap vert. Ce coffret présente donc 423 espèces, sur les 425 espèces observables dans ces régions avec plus de 1000 enregistrements.

53,40 € (plus frais de port)

A commander à MNHN-SEOF, Case postale 51-55 rue Buffon,
F-75231 Paris cedex 05

BIBLIOGRAPHIE

(Ouvrages, C.D., films déposés à la Bibliothèque de la S.E.O.I.)

Walter BELTIS, Michel CUISIN, Paul ISENMANN, Frédéric LIGUET,
Pierre NICOLAI, GUILLAUME, Jean Marc PONS & Jean François VOISIN

ARNTSEN (H.F.) & FENTCH (N.) 2004 - *Larks. Mirrors folk art from the past*, Malte, 1140 + XII p., EUR 40.00 ISBN 99932 0-284-3 - Disponible à la librairie de l'association Natuurplant, Gracatker 11, B-2300 Turnhout Belgique - Herman ARNTSEN est probablement la personne la mieux documentée sur les miroirs à alouettes. Au 15^{ème} Congrès International d'Ornithologie, en 1970 à La Haye, il avait tenté une exposition, et cela n'échappa pas à feu le professeur K.H. VOUGHS qui a écrit une des trois préfaces. Dès la toute première phrase, VOUGHS emploie trois fois l'adjectif "remarkable". Il s'agit en effet d'un ouvrage impressionnant que H.F. ARNTSEN a écrit en collaboration avec Nataline FENTCH, un Maltais qui, livre sur son île, un combat de Titans pour obtenir la protection des oiseaux. Au cours des siècles, l'homme n'a jamais manqué d'imagination pour pouvoir capturer les oiseaux. L'usage d'armes à feu ou de filets plats et autres, était largement répandu. Les oiseaux étaient souvent attirés dans les filets par des appeaux ou par des objets réfléchissants, surtout les alouettes, et c'est ainsi qu'a été inventés les miroirs à alouettes. C'est dans un poème de Claude GILBERT de 1513 qu'on rencontre la première référence à ce type de matériel, qui gagnera toute l'Europe et qui devendra la distraction populaire des jeunes et des moins jeunes. Pouvant se manier à distance et de conception très ingénieuse, ils étaient souvent élaborés par des horlogers. Très vite, ils constituèrent un objet convoité par nombre d'oiseleurs, et donneront lieu à un réel folklore et à un véritable commerce. De nos jours encore, ces objets peuvent s'acheter sur Internet. Souvent miroirs et filets étaient combinés pour capturer, bécasses, pigeons, canards, grives, pinsons, alouettes. Aux Pays-Bas, les terrains équipés étaient connus sous le nom de "vinsenheden" (ou "pistes à pinsons"). Dans ce livre superbement illustré, les auteurs racontent l'histoire de cet appauvri, dans divers pays européens (Malte, Angleterre, France, Italie et Pays Bas). Outre une

bibliographie très complète, on trouvera dans les annexes des informations et des illustrations sur les différents modèles ayant jamais eu cours, les adresses d'artisans de jadis, les différents noms anglais attribués à ces miroirs, des représentations de miroirs de fabrication industrielle et un mode d'emploi, concernant les différents systèmes d'actionnement. ARNTSEN est un collectionneur passionné d'objets de capture anciens (appeaux, appeaux, miroirs à alouettes...). Pour lui, ce livre ne constitue nullement le terme de sa quête de miroirs. Si vous disposez de matériel, ou d'informations y ayant trait, vous pouvez toujours contacter les auteurs (harentsen@yahoo.com ou mtenachet@unelm.org.uk). L'ouvrage a été imprimé à 1000 exemplaires et son prix - vue la qualité du papier exigée par les illustrations - n'est pas prohibitif. Une édition relchée (ISBN 99932-0-283-5) peut être commandée directement chez H.F. ARNTSEN, Dick Tolstraat 77 NL-1132 KH Volendam, tél./fax 0031 299 36 70 17, au prix de EUR 70.00 (port compris). W.B.

BRAMAN (M.) & MADGE (S.) 2003 - *Guide encyclopédique des oiseaux du Paléarctique occidental* Nathan, Paris, 872 p. ISBN 2 09-284269 2 - Nous présentons ici, la réalité d'un ouvrage paru pour la première fois en français, en 1998 et force nous est, de constater qu'à défaut d'une véritable actualisation, elle ne nous apporte que quelques très rares modifications et de surcroît, mineures dispersées dans son contenu. La jaquette, la pagination et les illustrations sont restées inchangées. Il en a été de même pour la quasi-totalité des cartes de répartition à l'unique exception près, peut être, de ce, et du Pipit farouche supprimée pour cause "d'impression accidentelle" de la partie inférieure de la carte du Pipit spioncelet. (1) Un effort un peu plus marqué a été celui, qui, s'appuyant sur la riche illustration, a cherché à mettre à jour le statut de quelques taxons, ainsi pour les Goelands leucopnée et pontique, les Corneilles noire et mantelée, les Sizerins flamme et cabaret (ces

derniers, un peu trop hâtivement, sans doute. Quelques dénominations latines ont été aussi utilisées, ce a été le cas au moins, pour le Pointot méridien qui malgré tout, a conservé son rang de sous-espèce, faute sans doute de ne pas pouvoir être distingué à la vue *in natura* ou sur une simple illustration. Quelques titres nouveaux sont apparus dans la rubrique "Lectures conseillées" dont la teneur ne nous a pas toujours convaincu. Il est faux enfin, d'affirmer que l'accès aux enregistrements sonores des espèces d'Afrique du Nord est malaisé. Notre collègue C. CHAPPELAIN trouverait là, motif *a infantis* ou alors s'agit il d'un véritable parti pris ? Sur le fond de l'ouvrage maintenant, les 600 cartes à l'échelle choisie sont très correctement établies, les chapitres consacrés à la "Vie", au "Statut Habitat" conviennent bien aux buts recherchés, les 360 planches d'illustrations dues au talent de six artistes différents sont en général de bonne qualité mais très inégales (j'ai beaucoup apprécié les Passereaux, non signés) Je serai en revanche, très réservé sur les textes "Identification" et "Sexe Âge" particulièrement longs et touffus et de ce fait, difficilement exploitables. Je regretterai enfin l'absence totale d'informations biologiques, éthologiques et écologiques dans un ouvrage de cette importance (masse 2 kg quand même), au titre encyclopédique, convenons en, un peu usurpé. Quelques courtes lignes auraient pu donc, apporté un plus très utile. En conclusion je dirai, un joli livre à posséder dans sa bibliothèque ornithologique, sans plus. P.N.G.

BROMBACH (H.) 2004. *Die Rauchschwalbe*. Brehm Bucherei, 649 Westarp, Wissenschaften, D-39326 103 p. EUR 22.95 ISBN 3 89432-908 4. Résultats du baguage de 5 753 Hirondelles de cheminée dans la région de Leverkusen (face à Cologne, sur la rive droite du Rhin, Nord Rhénanie-Westphalie). Étude entreprise entre 1959 et 1968 dans 20 fermes. L'auteur revint sur les lieux en 1985, 1994-1996, pour vérifier le niveau d'occupation ces nids. D'autres hirondelles furent baguées (entre 1966 et 1986) sur l'île de Wangerooge (la plus orientale des Frisons en Basse-Saxe). Ce travail paraît tardivement pour diverses raisons. Il ne s'agit donc pas d'une monographie comme celle d'A. VETTINGHOFF-RIESEN (1954). Le texte envisage plusieurs aspects de la biologie mais les informations sur les nœuds et les oiseaux contrôlés occupent une place dominante. Coloration du plumage et ses variations, sites de nidification, fidélité des partenaires, période d'éclosion, installation des jeunes après leur première migration, mortalité. Le nombre de couples

passa de 108 (en 1959) à 25 en 1996, par suite de la disparition de 12 fermes et des changements considérables survenus dans le paysage. Littérature M.C.

DEAN (W.R.) 2004. *Nomadic desert birds*. Springer, Heidelberg, Berlin. X + 185 p. EUR 99.95 ISBN 3 540 40393 0. Ce livre est le 25^{ème} d'une série intitulée "Adaptations of desert organisms", consacrée à la faune et la flore des régions arides. L'auteur a étudié l'écologie, l'abondance et les déplacements des oiseaux dans le Sud du Kano (Afrique du Sud) et a élargi son sujet en préparant cette synthèse sur le nomadisme chez les oiseaux des déserts. Le texte comprend 7 parties : introduction (les régions arides et leur avifaune), oiseaux migrateurs ou sédentaires ; les oiseaux nomades (en Afrique, Asie, Amérique et Australie pp. 42-80), habitat et densité des oiseaux nomades, régime alimentaire et modes de nutrition (pp. 101-122), reproduction, mâle et mortalité (pp. 123-143), conservation. En appendice : liste des familles représentées dans les zones arides du monde entier et liste des espèces nomades (sauf celles qui dépendent des plans d'eau). Bibliographie (pp. 160-175), index. De nombreux tableaux donnent des informations précises sur les espèces présentes dans chaque grande zone aride. L'auteur cite les résultats qu'il a obtenus dans le Kano avec son épouse, S. MITON, sa thèse soutenue en 1995 à l'Université du Cap concernant la conservation des oiseaux de cette région. Cette synthèse est particulièrement bienvenue car il y a très peu de publications relatives au nomadisme des oiseaux vivant dans les régions désertiques. M.C.

DUCLUX (M.) 2004. *Guide ornithologique*. Delachaux et Niestlé/La Martinière Groupe, Paris. 256 p. EUR 24.00 ISBN 2-603-01479 X.

ERIKSEN (J.) & SARGEANT (D.E.) 2000. *Oman Bird List. The Official List of the Birds of the Sultanate of Oman* (Édition 5). Oman Bird Records Committee, Muscat, Sultanate of Oman. 167 p. £ 5.00. Les 463 espèces d'oiseaux observés avant 2000 dans le Sultanat d'Oman sont passées en revue dans ce livre, avec des informations sur le nombre de données, le statut de l'espèce, sa répartition géographique quand elle est réduite, et la péronologie des observations quand cela est pertinent. Pour les espèces plus rares, les données valables sont citées en détail avec dates et localisations. Si cet ouvrage n'est pas un guide d'identification, il n'en est pas moins indispensable pour toute personne souhaitant visiter Oman, par exemple pour déterminer la meilleure période pour

observer telle ou tel espèce, ou les meilleurs secteurs pour aller à la rencontre de tel ganga ou de tel rapace. On sera aussi intéressé de voir que les espèces d'Afrique ou du sous-continent indien se sont égarées jusqu'à Oman. F. J.

GARCIA DEL REY (E.), 2000. *Where to watch birds in Tenerife*. Tanquesa Ediciones, Santa Cruz de Tenerife (Distribué par NHBS, Tolnes, G. B.) 148 p., EUR 20,00. ISBN 84954.2071-1. A travers la présentation de 65 sites intéressants pour observer les oiseaux sur l'île de Tenerife, aux Canaries, l'auteur donne tous les éléments pour ne pas rater une espèce intéressante sur cette île atlantique. La description de l'accès à chacun des sites est précise, et si les sites classiques sont repris, on pourra trouver des informations intéressantes sur des sites moins connus, notamment l'accès à de petites retenues d'eau qui peuvent abriter, entre autres, des migrateurs occasionnels. Les quelques photos de paysage agrémentent poliment la lecture, mais les dessins d'oiseaux laissent un peu à désirer, et on aurait aimé un peu plus de photos des taxons endémiques de cette partie du Paléarctique occidental. Le choix de la couleur brune pour les cartes n'entache en rien leur clarté et les détails fournis. On appréciera également les sites indiqués pour observer les oiseaux marins (notamment des indications sur les ferrasses), ou encore les deux espèces de pigeons locales. Ce petit livre en anglais sera votre compagnon indispensable pour découvrir les meilleurs sites ornithologiques de Tenerife. Son format et son volume (150 pages) vous permettront de l'emporter sur le terrain sans aucun souci, et la liste des espèces de Tenerife fournie à la fin vous permettra de faire le bilan ornithologique de votre voyage. F. J.

GASTON (A. J.) 2004. *Seabirds. A natural history*. T & AD Poyser, London. 222 p. £ 35,00. ISBN 0-7136-6268-8. Anthony GASTON a étudié les oiseaux marins et en particulier les Alcidés pendant une trentaine d'années au Service Canarien de la Faune. La synthèse qu'il nous propose "*Seabirds a natural history*" est construite à partir de sa longue expérience de l'observation des oiseaux marins dans la nature et d'une connaissance étendue de la littérature qui a trait à leur distribution géographique, leurs adaptations anatomo-morphologiques, leurs comportements et leur écologie en relation plus ou moins étroite avec la vie marine selon les espèces. Le point de vue central de l'auteur est de montrer qu'au delà de la diversité des adaptations liées à la fréquentation des océans, que l'on songe par exemple aux

étonnantes capacités volantes des albatros ou de plongée des manchots qui ont transformé leurs ailes en nageoires, il existe un "syndrome oiseaux marins" commun à toutes les espèces. Ce syndrome se manifeste par un cortège de traits d'histoire de vie co-adaptés partagés à des degrés divers par toutes les espèces : forte colonialité, table d'morphisme sexuel, faible fécondité, maturité différée, forte survie adulte. A. GASTON se situe dans la lignée de D. LACK et surtout de N.P. ASHMOLE pour qui le mode de distribution spatio-temporelle des ressources alimentaires marines, peu prévisibles et dispersées sur de vastes superficies, et l'obligation de retourner nicher à terre, ont entraîné l'émergence de ce syndrome. Il existe bien sûr de nombreux débats et controverses sur cette question actuellement toujours vivement débattue au sein de la communauté des biologistes travaillant sur les oiseaux marins. Mais l'un des intérêts de ce livre est de montrer comment l'histoire naturelle basée notamment sur l'étude de l'organisme dans son milieu, approche peu favorisée dans le paysage scientifique actuel, peut nous aider à mieux comprendre des questions touchant à l'évolution des traits d'histoire de vie. Parmi les 314 espèces d'oiseaux marins répertoriées par l'auteur, 212 d'entre elles sont des espèces océaniques fortement liées au milieu marin tout au long de leur cycle annuel (manchots, albatros, fregates, Alcides, Procellariiformes, phalaropes...), 72 espèces sont partiellement marines (plongeurs, cormorans, phalaropes, lubbes, goélands, sternes...) et 20 espèces dépendent essentiellement des eaux douces continentales (pélicans, cormorans, sternes...). Les espèces inféodées au littoral ou aux eaux douces manifestent en général, à un moindre degré, le syndrome évoqué ci-dessus, qui trouve sa plus forte expression au sein des espèces franchement océaniques. C'est avant tout ces dernières qui sont traitées dans le présent ouvrage mais les autres espèces sont également évoquées. Écrit dans un style clair et accessible, agrémenté de nombreuses cartes, figures et photographies, ce livre bien documenté, constitue une excellente synthèse qui pourra intéresser aussi bien le biologiste professionnel, que l'ornithologue passionné par ces oiseaux qui se partagent les trois-quarts de la superficie du globe alors qu'ils ne représentent qu'environ 3 % des espèces d'oiseaux vivant sur la planète. J. M. P.

HARRISON (C.), CASTELL (P.) 2004. *Jungetage. Eier und Nester der Vögel Europas, Nordafrikas und des Mittleren Ostens*. Aula Verlag, D Wiebeheim. 473 p. EUR 24,95. ISBN 3-89104-685-5. Version

allemande de l'édition révisée (parue en 2002) de l'ouvrage original intitulé *Colinus Field guide Bird nests, eggs and nestlings* (Harper Collins, Londres, 1^{re} réédition en 1975). Il s'agit d'un sujet délicat à tous points de vue : ce livre ne risque-t-il pas d'inciter ceux qui s'intéressent aux oiseaux à regarder de plus près les nids et leur contenu, extrêmement fragiles car de plus en plus menacés par les activités humaines, quelles qu'elles soient ? La partie générale (pp 13-28) traite des nids, des œufs, de l'incubation, de l'éclosion et des jeunes : elle prend fin par une liste d'ouvrages (absente de l'édition anglaise) ajoutée par l'adaptateur H. HOFFSCHELMANN. Nids, œufs et jeunes oiseaux sont décrits dans l'ordre systématique des espèces dans la seconde partie sous les rubriques suivantes : situation du nid, sa structure, période de reproduction, dimensions moyennes des œufs, leur coloration et leur forme, aspect des jeunes, durée de leur séjour au nid, âge à l'envol. Quelques dessins au trait illustrent cette partie, suivie de 64 planches en couleurs montrant d'abord un choix de jeunes oiseaux (planches 1-16) et ensuite (planches 17-64) les œufs. Brevés descriptions en face de chaque planche. Enfin, une planche de photos de jeunes oiseaux. On notera que pour plusieurs espèces, la couleur verte ou bleu-vert des œufs est très mal rendue (ex. Accenteur mochet, pl. 11, Rougequeue à front blanc, pl. 59, Grive muscienne, pl. 60, etc.). Clés d'identification des nids, des œufs et des jeunes. L'adaptation était nécessaire puisque les conditions en Europe centrale diffèrent nettement de celles qui règnent en Grande-Bretagne. Excellente présentation. M. C.

HOFFZINGER (J.) 1999. *Die Vogel Baden-Württembergs Band 3, 1. Singvogel 1. Passeriformes. Sperlingsvogel Alaudidae (Lerchen-), Sylviidae (Zwergsänger)* 861 p. DM 98.00. ISBN 3-8001-3493-4.

HOFFZINGER (J.) 1997. *Die Vogel Baden-Württembergs Band 3, 2. Singvogel 2. Passeriformes. Sperlingsvogel - Muscicapidae (Fitzingerschnapper) und Thraupidae (Ammertangaren)*. Verlag E. Ulmer Stuttgart 939 p. DM 98.00. ISBN 3-8001-3483-7. La présentation de cette avifaune du Land de Bade-Wurtemberg a été faite antérieurement (cf. *Alauda* 1/2003). Il s'agit ici des deux volumes sur les Passereaux. Les rubriques du texte relatif à chaque espèce sont les mêmes que dans les deux tomes déjà analysés. On peut cependant répéter que ce sont de véritables monographies biologiques locales (par exemple, 15 pages pour le Geai des chênes, 20 pages pour le Merle noir...). Les illustrations de F. WIECK sont semblables et il y a également un certain nombre

de photographies en couleurs d'habitats typiques. En dehors des cartes de la distribution locale, il y a une carte de la répartition mondiale. Les informations qui ont permis la réalisation de cette synthèse ont été obtenues en grande partie par plus de 100 ornithologues pendant une campagne d'étude lancée en 1970. Ces recherches ont été concentrées sur des thèmes recouvrant l'essentiel de la biologie. Parmi d'autres données prises en compte : les quelque 100 000 fiches de nids accumulées entre 1960 et 1995. Il s'agit donc d'un ouvrage de référence intéressant pour les ornithologues alsaciens (ont plusieurs travaux sont d'ailleurs cités en raison de la proximité des régions), mais lente présentation. M. C.

ISENMANN (P.) dir. 2004. *Les oiseaux de Camargue et leurs habitats. Une histoire de cinquante ans 1954-2004*. Buchet Chastel, Paris. 301 p. EUR 25.00. ISBN 2-283-02019-0. Le talent de Paul ISENMANN à rechercher la documentation, nous est connu de longue date. Il suffira de se rapporter à ses trois ouvrages récents sur les oiseaux de Camargue, d'Algérie et de Tunisie pour nous convaincre, si besoin n'était, que sa connaissance bibliographique est hors du commun et qu'il faut être très avisé pour le mettre en défaut. Avec l'ouvrage présenté ici, c'est une nouvelle facette de notre collègue jusqu'ici inconnue, qui se dévoile. À l'occasion du cinquantième anniversaire de la Station biologique de la Tour du Valat, il a assuré le rôle de chef d'orchestre pour nous présenter un brillant hommage à LUDWIG HOLTSMANN, créateur de cette magnifique institution, fruit de la passion et de la ténacité d'un industriel suisse pour étudier et protéger la Camargue, fleuron ornithologique de notre pays. Paul ISENMANN a mobilisé les plus grands noms de l'ornithologie, venus ici pour porter haut la recherche scientifique et faire rayonner leur savoir dans l'hexagone certes, mais aussi bien au-delà, de nos frontières. Ils sont tous là, chacun ayant donné le meilleur de lui-même pour synthétiser des années, des dizaines d'années de labeur et pour nous tracer la voie au travers des nouveaux concepts, méthodes et débats d'actualité. Nous pouvons être fiers de ce qu'ils ont apporté et apportent encore, par leurs efforts physiques et intellectuels à la connaissance et à la conservation de nos oiseaux. Ma première réflexion après avoir lu la totalité de l'ouvrage avec un vif intérêt et un réel plaisir, a été : "On ne peut sentir indienne d'un tel exercice". Qu'il ne soit permis alors de souhaiter que nombre de nos jeunes chercheurs amateurs comme professionnels, puissent regarder plus souvent en arrière, apprécier la

qualité de travaux de leurs aînés Il y a de la crédibilité des résultats de leurs recherches en cours En conclusion, un grand merci à Paul, mon ami, trop modeste à mon gré dans son rôle de directeur de cette belle fresque naturaliste, remarquable condensé scientifique à consommer d'urgence et sans modération P N G

ISMANN P J 2003 *La Tour du Valat en Camargue*, Buchet-Chastel, Paris, 140 p ISBN 2-283-01952-4 La Tour du Valat, la Mecque de l'ornithologie méditerranéenne française située au cœur de la Camargue, a depuis toujours mené sa propre vie Les guerres de Religion l'ont épargnée mais à la Révolution, elle a été vendue aux enchères Les différents propriétaires se succédèrent à vive allure En 1947, un jeune Suisse visita la Camargue, tomba sous son charme et acheta la Tour du Valat le 4 août 1948 C'était le début d'une histoire passionnante Ceux qui croyaient que Luc HOFFMANN s'y installerait en ermite, se sont lourdement trompés Tout de suite, il s'est entouré de la fine fleur de l'ornithologie de l'époque et créa une station de baguage qui devint rapidement un centre de recherche pluridisciplinaire réputé En véritable humaniste, s'intéressant à tous et à tout, zoologistes, botanistes, écologistes y ont été toujours accueillis à bras ouverts Ce livre, offert à Luc HOFFMANN à l'occasion de ses 80 ans, se base sur les témoignages les plus attachants, la meilleure façon de saisir la complexité de l'homme Pierre HUBERTIAUX voit encore "[sa] blouse blanche [...] constellée de fientes d'oiseaux" (p 43) et le spécialiste légendaire des ardelets, Heinz HAINKE, récemment trop tôt décédé, qui fit la connaissance d'HOFFMANN en 1961 et a dû attendre 2002, l'année où "Il m'a pû de l'appeler Luc et de le tutoyer" (p 45) Il avait fait 41 ans et le décor impressionnant de la Grande Muraille de Chine pour briser la glace¹ Ce qui nous a surtout frappés, c'est le sens profond de l'hospitalité du couple HOFFMANN, ce qu'aucun de ces chercheurs ne manque de retenir Luc HOFFMANN est un scientifique aux centres d'intérêts multiples, un médecin, un homme d'art et de culture qui recevait tous ses collaborateurs chez lui et les invitait à sa table pour un copieux repas en sa compagnie Tout comme l'écrivit Paul ISMANN "Imaginer ce que la Camargue serait devenue sans la Station biologique de la Tour du Valat n'a pas de sens Mais réaliser ce qui a été est devenu avec la Station échoir un certain nombre d'événements et de transformations dans le delta [de la Camargue]" (p 85) Luc HOFFMANN est l'âme de la Tour du Valat l'industriel qui s'est engagé à l'échelle internationale

pour la protection de la nature C'est un personnage charismatique qui, malgré l'amoncellement des tracasseries bureaucratiques, est resté un homme de terrain, un chef d'orchestre qui maintient la juste distance avec son orchestre mais qui donne aux solistes la possibilité de s'épanouir Le spécialiste des Flamants, Alan JOHNSON, décrit Monsieur HOFFMANN comme "mon patron de toujours [qui] est devenu l'ami Luc", une figure paternelle, autoritaire, mais aimée et respectée Si la personnalité de Luc HOFFMANN se situe hors du commun, vous étiez inconnue, de l'ivre sera très certainement une révélation, si vous connaissez déjà le dirigeant, derrière la Tour du Valat, voici ici un magnifique recueil de témoignages d'estime W B

JANSSEN (G.), HORMANN (M.) & ROHL (C.) 2004 - *Der Schwarstorch*, Westarp Wissenschaften, D 39326 4,4 p EUR 29,95 ISBN 3 89432-219-5 C'est actuellement la monographie la plus complète sur la Cigogne noire Préparée par les 3 auteurs principaux, qui s'occupent de conservation et 2 autres ornithologues Grâce à des mécènes, ce numéro de la *Neue Brehm Bucherei* est relié et a une riche illustration de photographies en couleurs, dues pour la plupart à W SMILGNEIT & G JAKUL Les auteurs se sont partagé la rédaction des différents chapitres, mais G JANSSEN qui a étudié l'espèce au Schleswig Holstein en a écrit la plupart, les autres l'ont été par C ROHL (Mecklenbourg Vorpommern) et M HORMANN (Hesse) Après l'introduction, qui montre la place que la Cigogne noire a jouée dans le folklore allemand, la systématique et la répartition occupent les pp 60-75 Morphologie, anatomie et physiologie (pp 76-86), évolution des populations (pp 87-113) en Europe (en Allemagne, la Bavière et la Hesse sont les deux Länder les plus riches en Cigognes noires), habitat (pp 121-168), régime alimentaire (pp 69-190), reproduction (pp 199-230), comportement (pp 231-257), migrations (pp 258-287) et leur étude à l'aide de balises; hivernage (pp 288-299), relations inter- et intra-spécifiques, prédation, concurrence, parasites, menaces et conservation (pp 317-63) Bibliographie (pp 373-400) et index M C

LEFRANC (N.) 2004 - *La Pie-grièche écorcheur* Belin Éveil, Nature, 96 p EUR 16,00 ISBN 2-7011-3881-7 Cette collection dirigée par François DORIGNY n'a pu faire appel qu'au spécialiste français des pie-grièches, Norbert LEFRANC, pour publier cette belle monographie sur la Pie-grièche écorcheur la plus abondante et la plus largement répandue des pie-grièches en France Le texte est remarquable de

précision et de clarté et reflète une intimité de toute une vie avec cette espèce. Les photos signées par A. SAMIER, un professionnel, sont belles et apportent une indéniable touche esthétique. Une petite omission est à signaler : l'espèce n'est aussi en Corse et en Sardaigne ! P. J.

LOVE (J.) 2001. *Manchots*. Nathan, Paris. ISBN 2-09261-064-8 - Grand format pour cet ouvrage sur l'histoire naturelle des manchots, ce qui laisse de la place pour de magnifiques photos de ces oiseaux. Des anecdotes personnelles de l'auteur agrémentent la lecture des traits d'histoire de vie de ces oiseaux où la présentation des généralités laisse aussi la place aux particularités de certaines espèces. Le chapitre "protection" aura le pu s'appeler "conservation", car il va sans dire que les manchots sont des espèces protégées. Un livre qui plaira beaucoup au grand public, à offrir à tous ceux qui ont apprécié le film "*La Marche de l'Empereur*", ornithologues ou non. F. J.

MARTIN (G.) Texte de (M.) BARAN, 2003. *Les Oiseaux du Monde*. L'éditions de la Martinère, Paris. 320 p., 300 photographies en couleurs. FR. 49,00 - Par son format (28,5 x 34,5 cm), sa belle jaquette représentant une Grue du Japon en vol, sa solide couverture bleu nuit, son illustration, cet ouvrage est évidemment destiné au grand public, tant pour le plaisir des yeux que pour la culture. C'est avant tout un livre de photographies, toutes plus belles les unes que les autres, représentant des oiseaux des quatre coins du monde, pas forcément de grandes raretés et nous faisant souvent apprécier des espèces que nous connaissons tellement bien que nous ne les regardons plus vraiment. L'objectif de Gilles MARTIN met la Mouette rieuse, la Mésange charbonnière ou le Rougicou sur le même pied que les plus belles espèces exotiques, sans parler de ces grues au vol, de ces Grebes huppés portant leurs poussins sur leur dos ou du Grebe à cou noir en train de pondre. D'autres sont de véritables documents scientifiques, montrant des détails de coloration des parties de peau nue, de la disposition des remiges lors de telle ou telle phase du vol, des comportements particuliers, etc. Et, plus, toujours pour le plaisir, ces photographies sont toutes belles, et même extrêmement belles pour certaines, comme ce Grebe huppé criant parmi les Renouées de la page 87, le vol de Mouettes rieuses des pages 162 et 163, ou l'Albatros à sourcil noir de la page 135. On devine les trésors de patience et d'ingéniosité dépensés pour les réussir. Malheureusement, le texte, dû à la plume de Myriam BARAN, est plus que décevant. Il abonde en inexactitudes, en contre-vérités, en généralisations

abusives, et semble souvent construit à partir d'informations dépassées. Ainsi p. 34, la respiration des oiseaux qui se ferait "à sens unique" par où sort (ou en re) l'air ? Il y a aussi, les mouettes qui débarrassent les baies de leurs parasites, puis s'attaquent à la chair, le Bec en sabot qui fouille la vase de son bec, le Pic épeiche qui se voit attribuer le comportement de stockage de glands du *Melanerpes formicivorus* américain, la Roasserolle qui peut siffler deux airs à la fois, le passage sur la spéciation qui n'est visiblement pas compris, et j'en passe. Finalement un ouvrage d'autant plus décevant qu'on a d'abord été sous le charme de son illustration. J. F. V.

MISIT (P.), ČERNÝ (J.), HLUČEK (K.) & ZÁKŘEŠNÝ (J.) 2001. *The long term trends in the breeding waterfowl populations in the Czech Republic*. OMPO Institute of applied ecology, Czech Agriculture University, Czech Republic/OMPO Paris. 120 p. ISBN 2-9517378-5-8. - Bilan des études sur l'évolution des populations d'oiseaux d'eau en Tchécoslovaquie. République tchèque avant 1970 et depuis. Avant 1970, les recherches furent concentrées sur la biologie de plusieurs espèces, le baguage et les recensements n'étant pas aigüés pour autant. Après l'histoire, méthodes et sources d'information sont signalées. L'évolution des populations de 14 Anatidés et de la Foulque macrôde est discutée de façon de filée pour chaque espèce et suivie d'un exposé sur les facteurs qui ont entraîné une réduction sensible des effectifs depuis 1960 jusqu'en 2001. Enfin, propositions d'aménagement de certains plans d'eau pour favoriser les oiseaux. M. C.

NEWTON (I.), KAVANAGH (R.), OLSEN (J.) & TAYLOR (L.) (eds.) 2002. *Ecology and conservation of Ovals*. CSIRO Publishing, 150 Oxford Street, PO Box 1139, Collingwood, Vic 3066, Australie. X + 363 p. ISBN 0-643-06794-9. Recueil des exposés présentés au cours de la 3^e Conférence internationale sur les rapaces nocturnes tenue à Canberra (Australie) en janvier 2000. Ce fut l'occasion de faire connaître les chouettes australiennes (6 *Tyto* et 5 *Axon*) et sur les 32 communautés, 16 leur étaient consacrées. Les travaux ont été répartis en 4 sections : écologie et des populations (uniquement sur les espèces holarctiques), distribution, habitat et régime alimentaire, conservation, voix, anatomie et taxonomie (parmi ces dernières on notera l'étude générale sur la classification et le statut actuel des Strigiformes et une autre sur le même sujet pour les espèces de la région australienne). Pour sa part I. NEWTON a traité des fluctuations numériques des Strigiformes holarctiques en fonction des variations d'abondance de leurs proies.

A remarquer aussi, le travail de R. A. NORBERG sur l'asymétrie des trous auditifs dans les genres *Tyto*, *Prodidius*, *Strix*, *Asio*, *Rurniphenx*, *Pseudoscops* et *Aegolius* (avec illustrations) M. C.

ORIOSO (G.), 2004 *Les Mésanges*. Delachaux & Niestlé, Paris, 180 p., EUR 25,00, ISBN 2-603-01498-6. Georges ORIOSO a gagné ses galons ornithologiques depuis belle lurette. Ce petit ouvrage n'est certainement pas le dernier car l'auteur nous a confié qu'il travaillait déjà à un autre livre et il est probable qu'il ne s'arrêtera pas encore là. Regrouper toutes les publications scientifiques représenterait un labeur herculéen, si l'auteur tout au long de sa carrière n'en remplit pas déjà plus d'un. Il n'a pas eu besoin d'être établi des bibliographies ornithologiques. En tant que bagueur et ornithologue de terrain, G. ORIOSO a acquis au cours de toutes ces années, une science et une expérience incomparables qui ressortent dans ses publications, qu'il s'agisse d'un livre ou d'un article. Ce petit livre ne fait pas exception. Resumer un savoir encyclopédique en moins de 200 pages n'est pas une mince affaire. Cela requiert une main de maître. Les Éditions Delachaux & Niestlé ayant déjà eu l'heureuse idée de confier les monographies de la collection "Les Sentiers du Naturaliste" aux plus grands spécialistes de notre pays, Jean CAUDE GRÉNOIS pour la Chouette chevêche, Jean-François ELKRASSL pour le Gypaète barbu, Jean SIKLOT pour les hirondelles, René-Jean MONNET pour le Faucon pèlerin, Georges ORIOSO était tout indiqué pour parler magistralement des mésanges. Insituteur à la retraite, c'est un conteur né. En feuilletant cet opuscule sans savoir le nom de l'auteur, on croirait lire Paul GÉRARD, autre insituteur retraité. Enseigner c'est apprendre à s'émerveiller. L'auteur nous ouvre les yeux. On garde un cœur d'enfant en continuant à regarder les choses les plus banales. Notre ornithologue de terrain a plusieurs fleches à son arc. À la fin de son livre, il nous emmène dans l'univers iconographique réel et imaginaire. La Mésange charbonnière, surtout, a été une importante source d'inspiration de la Renaissance à nos jours. Il nous donne aussi une leçon de littérature, en nous initiant à l'œuvre de COLLETTE, ou à celle du surréaliste Philippe JACQUOT et encore à la littérature universelle de Rainer Maria RILKE. Mais le talent habite aussi la famille du narrateur. Murielle ORIOSO, son épouse, adapte spécialement pour ce livre un conte de l'Aude, où une Mésange charbonnière retrouve sa liberté. Cet excellent petit livre se termine par la "carte d'identité" des différentes espèces de mésanges, une sorte de résumé succinct et bien pratique, et par une biblio-

graphie étoffée et mise à jour (pas moins de 35 références datent d'après l'an 2000). Ce septième volume de la collection de Delachaux & Niestlé consacré aux oiseaux, ne décevra pas le lecteur fidèle. W. B.

OLSEN (K. M.), illustr. H. LARSSON 2003 *Gulls of Europe, Asia and North America + feuille Errata*. C. Helm, London, 688 p., £ 45,00, ISBN 0713670873. L'identification des goélands et des mouettes dans la nature relève souvent du défi, défi qu'un nombre grandissant d'ornithologues de terrain prend du plaisir à relever. Au sein des grands goélands à tête blanche, par exemple, complexe d'espèces pour lequel, la spéciation est toujours activement à l'œuvre, co-existent plusieurs formes très semblables, les unes aux autres mais qui diffèrent néanmoins par un cortège de caractères externes (voix, morphologie, plumage) qui permettent la délimitation des taxons. L'existence de plusieurs classes de plumage, l'existence régulière d'hybrides entre les diverses espèces renforcent les difficultés d'identification dans la nature. Mais si les goélands sont difficiles à identifier, ils sont généralement faciles à observer du fait de leur taille corporelle et de leur comportement alimentaire et social. De la conjonction de ces deux propriétés réside probablement la clé de leur succès auprès des ornithologues de nombreux pays. Dans la lignée du livre de P. J. GRANT paru en 1982, K. M. OLSEN propose ici un ouvrage portant sur l'identification et la distribution géographique de 43 espèces de Larides (sur environ 56 espèces mondialement dénombrées dans la famille) réparties en Europe, en Asie et en Amérique du Nord. L'auteur a élaboré son ouvrage à partir de sa grande expérience personnelle des Laridés qu'il observe et photographie dans la nature depuis plus de 20 ans. Il a également examiné environ 7000 spécimens de musée et complété sa connaissance des espèces par l'étude des publications disponibles dans la littérature. Après une introduction portant essentiellement sur la bonne utilisation des caractères de plumage à des fins d'identification et des éventuelles difficultés que leur emploi soulève (patrons de mue, usure des plumes, variations des couleurs selon les conditions d'observation), chaque espèce est l'objet d'une notice détaillée. Une section "identification" propose tout d'abord une description générale de l'espèce et des caractères qui permettent de la différencier des espèces similaires. Les émissions vocales, la mue, la description fine des plumages juvénile, immatures et adultes viennent ensuite compléter la description et constituent une aide précieuse à la détermination. La variation géographique intraspécifique est également traitée et les

sous-espèces décrites de même que les hybrides. Le texte s'appuie sur de remarquables planches réalisées par H. LARSSON (83 au total), qui montrent les oiseaux des différentes classes d'âge au vol et posés. Plus de 800 photographies d'excellente qualité illustrent également le texte et facilitent les comparaisons entre espèces. Enfin une carte de distribution avec les aires de répartition en période nuptiale et intermédiaire complète utilement l'iconographie. Emplée de nombreuses erreurs éditoriales, la première version de ce livre avait dû être rapidement retirée de la vente au public. Ces erreurs ont maintenant disparu de la seconde édition et des corrections mineures ont été intégrées dans un *reprint* paru en 2004 (ISBN 0713670878). Bien que des analyses génétiques toutes récentes modifiant quelque peu les relations taxonomiques entre certaines espèces, n'aient pu être prises en compte ici, le ne saurais trop recommander ce magnifique ouvrage à tous les amateurs de Landes et tous les ornithologues de terrain prêts à s'investir dans l'observation exigeante mais si passionnante de ces oiseaux marins. J. M. P.

POTT (E.) 2001. *Guide Vigot des Oiseaux communs d'Europe*, Editions Vigot, Paris. 221 p. EUR. 5,00. ISBN. 2 7114 487 6. Un petit guide photographique des oiseaux les plus communs d'Europe, avec de superbes photos de 188 espèces, plus quelques dessins pour illustrer des comportements ou des espèces proches. Le texte général fournit des éléments pour identifier l'espèce grâce à son habitat, ses habitudes, son comportement, ce qui est précieux. Un petit encart donne les éléments principaux d'identification et d'écologie (migration, habitat) pour chaque espèce. Ceux qui aiment les livres joliment illustrés et concis y trouveront leur bonheur, notamment les débutants en ornithologie. On peut tout de même explorer quelques subtilités, comme l'absence du Gocland leucophaea, ou encore le Bruant zizi réduit à un petit dessin sous la superbe photo de Bruant jaune, qui laissent penser que l'auteur (E. POTT dont on ne connaît ni le prénom ni l'origine) n'est pas familier des oiseaux communs méditerranéens. J'ai aussi du mal à croire que la Tarine pâle dessinée en page 47 est une femelle. On pourrait dire qu'il s'agit encore d'un guide photographique parmi tant d'autres, mais la qualité des documents photographiques et la présentation efficace des espèces en font un très bon ouvrage. F. J.

SEKOT (J.) & MARION (L.) 2004. *Le Héron cendré*. Belin Evénement Nature, 71 p. EUR. 14,90. ISBN. 2 7011 3877 9. Depuis peu la présentation des monographies éditées par Belin Evénement Nature a trouvé un nou-

veau style de présentation qui les rend carrément irrésistibles. L'une d'entre elles est celle du Héron cendré qui, depuis les mesures de production, a vu ses effectifs littéralement exploser, à la grande satisfaction des personnes éprises de nature. En effet, que cela fasse grimacer ici et là, quelques cannes à pêche qui ne voudraient partager les poissons qu'entre elles. L'ouvrage est illustré de belles photos instructives. Quelques-unes d'entre elles sont signées par l'un des auteurs (J. S.). Les différents chapitres traitent de tous les aspects de l'ethno-écologie de cette espèce très pastiche. L'évolution de la population française est particulièrement bien décrite. Il n'y a que la dispersion et la migration qui laissent un peu le lecteur gourmand sur sa faim. P. I.

STARRY (P.) 2004. *Birds of the Mediterranean. A photographic guide*. Christopher Helm, London. 192 p. £. 9,99. ISBN. 0 71366349 9. L'idée originale pour ce guide photographique couvrir un quartier la zone méditerranéenne, en présentant chaque espèce présente avec de très belles photographies. Certains montages photographiques (plusieurs espèces côte à côte, comme les Hérons cendré et pourpré, les sternes et guifettes en vol) rendent même la découverte de l'ouvrage intéressante pour l'ornithologue averti. On appréciera la présentation de certains taxons récemment élevés au rang d'espèce (Fauvette des Buissons par exemple), ou de certaines sous-espèces (Rougequeue à front blanc *rammstedtii* par exemple). Les cartes de répartition sont bien mises à jour (le Gocland leucophaea est présent sur la façade atlantique française). Ce livre est sans doute très utile pour les ornithologues de la moitié nord de l'Europe découvrant la zone méditerranéenne, mais la qualité des photos en fait aussi un livre intéressant pour tous les passionnés d'oiseaux méridionaux (les photos de fauvelles sont particulièrement belles). F. J.

ŠVAJAS (S.), VASNE (J.), KRESEVIC (A.) & KODZILIN (A.) (Eds.) 2003. *The Garganey and Shoveler in the Baltic States and Belarus*. OMPO Vilnius, Lituanie. OMPO Special publication. 89 p. ISBN. 9986-75978-5. Étude récente sur la Sarcelle d'été et le Canard souchet en Belarus, Estonie, Lettonie et Lituanie. Illustrées de photographies (32 en couleurs). Résultats des recherches sur les deux espèces dans chaque pays. Les méthodes ont varié : observations terrestres, en bateau ou en hélicoptère (dans certaines régions inondées). Phénologie, migrations, densité des niches, écologie de la reproduction, tableaux de chasse, reprises d'oiseaux bagués, tendances des populations, zones de stationnement des

migrateurs au printemps et en automne sont les sujets examinés. En introduction et pour chaque pays, historique des recensements et autres travaux M.C.

WALTERS (M.) 2003. *A concise history of ornithology. The lives and works of its founding figures*. C. Helm, Londres. 255 p. EUR. 49.50. ISBN: 1-873403-97-6. Après les livres de M. BOUBIER et de E. STRESEMANN (traduction en anglais en 1975, texte original paru en 1951), voici la troisième histoire générale de l'ornithologie. Comme l'indique son titre, elle est moins ample que celle de STRESEMANN mais présente l'originalité de reproduire 30 classifications des oiseaux depuis celle de W. CHARLTON (XVII^{ème} siècle) à celle de GADOW (1896). Sur ce point, on peut regretter que l'auteur ne soit pas allé plus loin et n'ait pas inclus celles de STRESEMANN (Auk, 1959), (A.) WETMORE (Smithsonian Miscellaneous Collections, 1960), (E.) MAYR & (D.) AMADON (American Museum Novitates, 1951) et enfin (C. G.) SIBLEY & (J. E.) AHLQUIST (1991). Illustré de nombreux portraits d'ornithologistes (gravures, photos), ce livre se lit aisément et montre bien l'évolution des idées. On notera quelques lacunes, à commencer par l'omission de l'ouvrage de M. BOUBIER (*L'évolution de l'ornithologie*, Alcan, Paris, 1925), l'absence totale de mention des grands ornithologistes russes de la fin du XIX^{ème} siècle et du début du XX^{ème} tels DEMENTIEV, SARUDOV, SEVERTZOV, BUTULIN, SUSCHKIN, FORMOSOV. À croire qu'ils n'ont pas existé et n'ont rien fait. Ici et là, on est un peu déçu par un traitement trop rapide: ainsi le *Dictionnaire* (1896) de A. NEWTON n'est pas mentionné dans le texte, BECHSTEIN est simplement signalé en 5 lignes (pp. 14 et 51). À l'opposé, il y a quelques longueurs sans intérêt, par exemple aux pp. 20-21 à propos de Frédéric H. Contrairement à ce qui est dit dans la préface, l'ouvrage de E. STRESEMANN est de nouveau disponible car il a été réimprimé en 1996 par Aula Verlag, Wiesbaden (ISBN: 3-89104-588-3). M.C.

YOSEF (R.), MILLER (M.L.) & PEPLER (D.) (eds.) 2002. *Raptors of the new millenium. Proceedings of the World Conference on Birds of prey and Owls. Raptors 2000. Joint meeting of the Raptor Research Foundation. World Working Group on Birds of prey & Owls, Eilat, Israel. 2-8 April 2000*. 276p. £: 17.50. International Birding & Research Center in Eilat, P. O. Box 774, Eilat, 88000, Israel. Ensemble des 84 contributions des participants à la réunion sur les rapaces diurnes et nocturnes organisée à Eilat. Elles sont groupées sous les titres suivants: généralités et techniques (entre autres, emploi de balises; attitude

du public vis-à-vis des rapaces...); régime alimentaire et modes de nutrition; écologie de la reproduction (B.U. MEYBURG a observé de façon prolongée l'élimination du cadet chez *Aquila pomarina*, alors que précédemment les observations avaient été de très courte durée; il propose une explication: ce serait l'agressivité mutuelle des aiglons et l'intimidation du cadet par son aîné qui seraient les causes essentielles de ce phénomène ainsi que l'indifférence de la femelle pour le sort du cadet); migration et hivernage (articles sur la migration des rapaces dans le Sud du Kazakhstan, essai de recensements du Faucon crécerelle dans les dortoirs en Afrique du Sud...); populations (notamment Crécerelle de Maurice, restauration du Pygargue à tête blanche aux États-Unis, etc.); génétique et taxinomie (par exemple, position de *Falco altaicus*); éco-toxicologie et pathologie; relations avec l'homme (effets de la conversion à l'agriculture biologique sur la Chouette effraie en Grande-Bretagne...). M.C.

Nos OISEAUX



REVUE SUISSE D'ORNITHOLOGIE

En 4 parutions annuelles de 64 ou 80 pages richement illustrées, vous découvrirez:

- des articles et notes originaux sur l'avifaune européenne;
- des synthèses semestrielles des observations en Suisse romande;
- le rapport annuel de la Commission de l'avifaune suisse, ainsi que d'autres nouvelles ornithologiques suisses;
- de nombreuses informations, comptes rendus de publications et d'ouvrages.

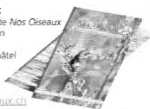
Souscription annuelle (**remise de 15% pour les abonnés d'Alauda**): EUR 40.- (remise non incluse)

Abonnement

Administration de Nos Oiseaux
Claude Huguenin
Pierre-à-Bot 32
CH-2000 Neuchâtel

ou sur

www.nosoiseaux.ch





- Atlas des Oiseaux nicheurs de France **53,40 €** (+ 8 € port)
- Atlas des Oiseaux de France en hiver **53,40 €** (+ 8 € port)
- Lot des 2 atlas **99,10 €** (+ 10 € port)
- Pic de la Guadeloupe **24,4 €** (+ 4,50 € port)
- Oiseaux de Camargue **19,80 €** (+ 4,50 € port)



A commander à :
SEOF-MNHN Case postale 51
55, rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05

ANCIENS FASCICULES ALAUDA

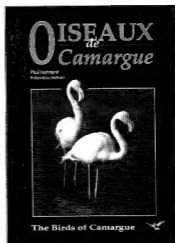
La Société d'Études Ornithologiques dispose encore d'anciens fascicules des années 1929 à 2004.

Le prix de chaque fascicule est de :

Remise sur quantité à partir de 5 fascicules

- Pour les années antérieures à 1950 14 € ou 11 € (*)
- Pour les années 1950 à 1979 12 € ou 8 € (*)
- Pour les années 1980 et suivantes 10 € ou 8 € (*)
- Pour les numéros 1987 à 2004 (4) 15 € ou 8 € (*)
- Pour les numéros 2000 (3), 2001 (1) 23 € ou 20 € (*)

(*) Prix pour les sociétaires à jour de leur cotisation.



SOCIÉTÉ D'ÉTUDES ORNITHOLOGIQUES DE FRANCE

S.E.O.F. (Association de loi 1901) SIRET : 39838849600018 - APE 7317

<http://www.mnhn.fr/assoc/seof/>

Siège social et bibliothèque

Muséum National d'Histoire Naturelle, Case postale 51, 55 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05.

seof@mnhn.fr - Tél. 01 40 79 38 34 - 01 40 79 48 51

Présidents d'Honneur

HENRI HEIM DE BALSAC †, JEAN DORST †, NOËL MAYAUD † & CAMILLE FERRY

Président : Pierre NICOLAU-GUILLAUMET

Vice-Président : Pierre MIGOT

Secrétaire général : Jacques PERRIN DE BRICHAMBAUT

Trésorier : David HÉMERY

Conseil d'Administration : Pierre BOUDINOT, Évelyne BRÉMOND-HOSLET, Claude CHAPPUIS, Gérard DEBOUT, Jean-François DEJONGHE, Christian ÉRARD, Bernard FROCHOT, David HÉMERY, Paul ISENMANN, Pierre MIGOT, Yves MULLER, Pierre NICOLAU-GUILLAUMET, Jacques PERRIN DE BRICHAMBAUT, Jean-Philippe SIBLET, Jean-Marc THOLLAY

La Société d'Études Ornithologiques de France accueille les données scientifiques rassemblées par des ornithologues professionnels ou amateurs et assure après validation, leur publication à destination du plus grand nombre. Elle organise et coordonne des enquêtes, suscite et oriente des travaux d'études et de recherche. Elle se tient prête à tout moment pour répondre à des demandes de collaboration nationales ou internationales. En partenariat avec les associations régionales, elle met à la disposition de tous sa riche bibliothèque et répond aux demandes de renseignements et de fourniture de photocopies sur place ou encore par courrier postal et courriers électroniques. Outre la publication d'une revue scientifique trimestrielle *Alauda*, d'audience internationale, elle a déjà développé l'édition de monographies d'espèces, de livres thématiques, de faunes nationales ou régionales, et participé aussi en partenariat à l'édition aussi de bibliographies nationales ou encore du "Livres rouge" sur les espèces menacées. Son expérience éditoriale est mise à la disposition des particuliers ou des structures associatives pour aider à la publication d'ouvrages scientifiques, de disques-compacts et d'actes de colloques nationaux ou régionaux.

Adhésion ou abonnement : Tout sympathisant avec la S.E.O.F., de nationalité française ou étrangère, peut adhérer à l'association, devenir sociétaire, participer à ses activités, bénéficier de prix spéciaux et recevoir les quatre fascicules annuels de la revue *Alauda*. Toute personne morale (Association, Institution...) pourra souscrire un simple abonnement qui lui permettra de recevoir la seule revue.

BULLETIN D'ADHÉSION A LA SEOF OU D'ABONNEMENT SEUL À ALAUDA

(Retourner à SEOF/Alauda, MNHN – 4, avenue du Petit Château F-91800 Brunoy)

France : Sociétaires (Particuliers sans reçu) 2005 (Adhésion SEOF + service de la revue *Alauda*) 39 €

France : Particuliers souhaitant un reçu 2005 (Adhésion SEOF + service de la revue *Alauda*) 43 €

France : Jeunes moins de 20 ans (joindre justificatif) 2005 (Adhésion SEOF + service de la revue *Alauda*) 31 €

France : Organismes (Associations, musées...) 2005 (Service seul de la revue *Alauda*) 43 €

Etranger : Sociétaires (Particuliers) 2005 (Adhésion SEOF + service de la revue *Alauda*) 43 €

Etranger : Organismes (Associations, musées...) 2005 (Service seul de la revue *Alauda*) 49 €

CCP : 3739 245 M La Source – VAT FR7939838849600018

Tous les règlements doivent être effectués au nom de la SOCIÉTÉ D'ÉTUDES ORNITHOLOGIQUES DE FRANCE. Les paiements de l'étranger sont obligatoirement réglés par Carte Visa, mandat international ou chèque bancaire libellé en euros et payable en France.

LES EUROCHÈQUES NE SONT PAS ACCEPTÉS.

3696.	CLOUET (M.).— Biologie de la reproduction de la Mésange noire <i>Parus ater</i> dans les Pyrénées centrales	81-90
3697.	LEBRETON (P.) & (I.) GIRARD.— Comment et pourquoi la richesse avifaunistique évolue-t-elle en montagne?	91-106
3698.	YÉSOU (P.), BERNARD (F.), MARQUIS (J.) & NISSER (J.).— Biologie de reproduction de la Sterne pierregarin <i>Sterna hirundo</i> sur l'île de Béniguet, Finistère	107-118
3699.	TRIPLET (P.), ONO DIT BIOT (D.), BOUCHET (A.), AULERT (C.) & SUEUR (F.).— Densités de limicoles et du Tadorne de Belon <i>Tadorna tadorna</i> en hivernage dans l'estuaire de la Seine	119-128
3700.	BOILEAU (N.) & HOEDE (C.).— Étude sur la défense du nid chez le Faucon crécerelle <i>Falco tinnunculus</i>	129-136
3701.	PILARD (P.), CORVELER (T.), ROCHE (H.-P.) & GIRARD (C.).— Données sur l'hivernage du Faucon crécerellette <i>Falco naumanni</i> au Niger	137-140

NOTES

3702.	ISENMANN (P.).— *Nouvelles observations de Faucons crécerellettes <i>Falco naumanni</i> dans leur quartier d'hiver en Afrique de l'Ouest (Sénégal)	141
3703.	PIACENTINI (J.) & THIBAUT (J.-C.).— *Reproduction tardive d'un couple de Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i> en Corse	142
3704.	BOUMEZBEUR (A.), MOALI (A.) & ISENMANN (P.).— *Nidification du Fuligule nyroca <i>Aythya nyroca</i> et de l'Échasse blanche <i>Himantopus himantopus</i> en zone saharienne (El Goléa, Algérie)	143-144
3705.	BOUDINOT (P.) & DAMERY (R.).— Revue de presse	145-146
3706.	HOMMAGE.— *ERNST MAYR (1904-2005)	147-149
3707.	BIBLIOGRAPHIE	151-159

CONTENTS

3696.	CLOUET (M.).— Breeding biology of Coal Tit <i>Parus ater</i> in Central Pyrenees	81-90
3697.	LEBRETON (P.) & (I.) GIRARD.— How and why bird species-diversity varies in mountain?	91-106
3698.	YÉSOU (P.), BERNARD (F.), MARQUIS (J.) & NISSER (J.).— Breeding biology of Common Tern <i>Sterna hirundo</i> on Béniguet Island, Atlantic coast of France	107-118
3699.	TRIPLET (P.), ONO DIT BIOT (D.), BOUCHET (A.), AULERT (C.) & SUEUR (F.).— Overwintering densities of waders and Eurasian Shelduck <i>Tadorna tadorna</i> in the Seine Estuary	119-128
3700.	BOILEAU (N.) & HOEDE (C.).— Study of nest defence by Eurasian Kestrel <i>Falco tinnunculus</i>	129-136
3701.	PILARD (P.), CORVELER (T.), ROCHE (H.-P.) & GIRARD (C.).— Data on overwintering Lesser Kestrels <i>Falco naumanni</i> in Niger	137-140

NOTES

3702.	ISENMANN (P.).— *New records of Lesser Kestrel <i>Falco naumanni</i> overwintering in Western Africa (Senegal)	141
3703.	PIACENTINI (J.) & (J.-C.) THIBAUT.— *A case of Autumnal breeding of Blackcap <i>Sylvia atricapilla</i> in Corsica (Western Mediterranean).	142
3704.	BOUMEZBEUR (A.), MOALI (A.) & ISENMANN (P.).— *Breeding of Ferruginous Duck <i>Aythya nyroca</i> and Black-winged Stilt <i>Himantopus himantopus</i> at El Goléa (Algerian Sahara)	143-144
3705.	BOUDINOT (P.) & DAMERY (R.).— Press review	145-146
3706.	HOMAGE.— *ERNST MAYR (1904-2005)	147-149
3707.	REVIEW	151-159